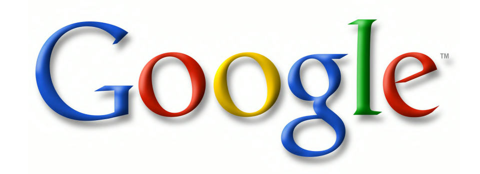
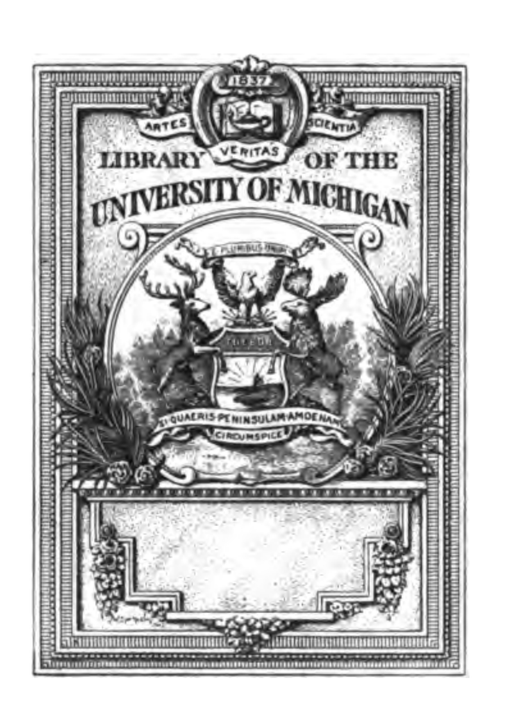



1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechszehnter Band.

Mit 28 zum Theil farbigen Tafeln.

Berlin, 1885.

Verlag von Gebrüder Borntraeger.

Ed. Eggers.

Inhalt.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Verzeichnis der Tafeln.

Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde.

Von

A. F. W. Schimper.

Hierzu Tafel I—V.

In der vorliegenden Arbeit bringe ich eine Zusammenstellung der Untersuchungen, die ich über die Morphologie der Chlorophyllkörper, Stärkebildner und Farbkörper, welche ich jetzt nach dem Vorgange von Schmitz und Strasburger als Chromatophoren zusammenfasse, bereits vor mehreren Jahren begonnen und mit längeren Unterbrechungen bis jetzt fortgesetzt habe; wiederholt habe ich bereits über die Resultate derselben berichtet (Botan. Zeit. 1880, 1881, 1883). Ich gedenke in einem zweiten Theile die physiologischen Ergebnisse meiner Untersuchungen später zusammenzustellen; ich habe übrigens schon in der vorliegenden Arbeit physiologische Fragen vielfach berührt.

Meine Absicht war nicht, eine Monographie zu liefern, und darin wird hoffentlich die sehr ungleichmässige Bearbeitung des Stoffs ihre Entschuldigung finden.

Ich ergreife mit Freuden diese Gelegenheit, Herrn Hofrath Strasburger für die vielfache Unterstützung, die ich seit dem Beginn meines Aufenthaltes in Bonn stets bei ihm gefunden, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

I.

Die Entwickelung und Gliederung des Chromatophoren-systems.

1. Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten.

Die Forschung der letzten Jahre hat den Nachweis erbracht, dass der Zellkern keiner lebendigen Pflanzenzelle fehlt, mit der immerhin noch zweifelhaften Ausnahme der Schizophyten, deren Plasmakörper der Gliederung überhaupt zu entbehren scheint. Weniger allgemein, aber doch überaus häufig sind neben dem Zellkerne in den Pflanzenzellen noch andere Plasmagebilde vorhanden, welche durch die Fähigkeit, Pigmente zu erzeugen, ausgezeichnet sind und daher den Namen Chromatophoren[1]) erhalten haben.

Das Aussehen dieser Chromatophoren ist innerhalb derselben Pflanze, je nach der Zelle, oft äusserst ungleichartig, und man würde beim ersten Blick schwerlich eine nahe Verwandtschaft zwischen ihnen vermuthen. Die grünen, scheibenförmigen Chloroplasten, die farblosen, meist äusserst zarten, kugeligen Leukoplasten, die mannigfach und bizarr gestalteten Chromoplasten der Blüthen und Früchte scheinen a priori ebenso verschieden von einander zu sein als etwa von dem Zellkern. Dennoch sind sie einander homolog; sie stellen blos verschiedene Formen gleichwerthiger Plasmagebilde dar und wandeln sich sogar vielfach in einander um. Nirgendwo kommt in mehr eclatanter Weise als bei diesen doch höchst einfachen Plasmagebilden die Fähigkeit der lebenden Substanz nach einander verschiedene Formen und Eigenschaften anzunehmen, sich geänderten Ansprüchen durch tiefgreifende Metamorphosen anzupassen, zum Vorschein; nirgends drückt sich in mehr klarer Weise die Unabhängigkeit der physiologischen Function von der morphologischen Natur der Organe aus. Ein und dasselbe Chromatophor kann nach einander als Leukoplast bereits assimilirte Stoffe in Stärke umwandeln und aufspeichern, als Chloroplast die Kohlensäure

---

1) Ich schliesse mich der von Strasburger vorgeschlagenen Terminologie (Botan. Practicum 1884 p. 67) an. Ueber die bisher veröffentlichten terminologischen Versuche werde ich nachher zurückkommen.

der Luft zerlegen, und aus Kohlenstoff und Wasser organische Substanz erzeugen, endlich als gelber oder rother Chromoplast die rein passive Rolle eines Lockwerkzeugs für die Thiere übernehmen. Diese Metamorphosen werden nicht blos einmal durchgemacht, sondern das gleiche Chromatophor vermag verschiedene Male nacheinander abwechselnd zu einem Chloroplasten, Leukoplasten oder Chromoplasten zu werden; die Chromoplastenform stellt zwar in den meisten Fällen, aus Gründen, die ich nachher zu erläutern haben werde, eine definitive, nicht mehr rückgängig zu machende Metamorphose dar; es fehlt aber nicht an Ausnahmen von dieser Regel, an Fällen, wo ein Chromoplast wieder zu einem Chloroplasten, vielleicht wohl auch einem Leukoplasten, werden kann, um sich später wieder zu einem Chromoplasten umzuwandeln.

Chromatophoren kommen, wie gesagt, den meisten Pflanzenzellen zu, ohne jedoch einen so constanten Bestandtheil derselben zu bilden als der Zellkern. Abgesehen davon, dass sie, wie es sc[illegible] thierischen Zellen — Wesen incertae sedis, wie die Euglenen, ausgenommen — gänzlich abgehen, fehlen sie in der ganzen Klasse der Pilze; auch kommen sie bei den meisten übrigen Pflanzen nicht allen Zellen zu, sondern fehlen manchmal in bestimmten, zu besonderen Zwecken angepassten Zellen; so entbehren z. B. die Antherozoen, sowie deren Mutterzellen und wohl ihre Vorfahren durch einige Generationen hindurch, der Chromatophoren gänzlich, und Aehnliches gilt von manchen vegetativen Zellen, so namentlich Epidermisbildungen. Immerhin ist ihre Verbreitung in der Pflanze eine ausserordentlich grosse, wie daraus hervorgeht, dass das Chlorophyll — mit der zweifelhaften Ausnahme der Cyanophyceen — stets an geformte Chloroplasten gebunden ist, dass die meisten gelben und viele rothen Blüthen und Früchte ihre Farben Chromoplasten verdanken, und namentlich, dass die Stärkebildung stets durch Chromatophoren der einen oder anderen Art bewirkt wird; es giebt aber relativ nur wenige Zellen, welche nie Stärke erzeugten. Uebrigens giebt es aber auch in Zellen, wo Stärke nicht gebildet wird, sehr häufig Leukoplasten, die in diesem Falle wohl functionslos sind; für die letztere Annahme spricht schon der Umstand, dass sie in stärkefreien Zellen meist spärlich, klein und sehr zart sind. Interessant sind in dieser Hinsicht die Knollen von **Dahlia**, wo be-

kanntlich Stärke nicht oder nur in wenigen Zellen gebildet wird. Da sind die Leukoplasten nur in sehr geringer Anzahl vorhanden und so zart, dass sie sehr schwer zu unterscheiden sind; werden aber Dahlia-Knollen dem Lichte ausgesetzt, so wandeln sich die Leukoplasten in Chloroplasten um, und hiermit ist eine bedeutende Zunahme ihrer Anzahl und Grösse verbunden. Auch für diese einfachsten plasmatischen Gebilde gilt in der grossen Mehrzahl der Fälle der Erfahrungssatz, dass functionslose Organe stark reducirt oder obliterirt werden. Es giebt jedoch allerdings in der Epidermis nicht weniger Monocotylen, namentlich der Orchideen, Commelyneen und Colchicaceen, Leukoplasten, welche, obgleich sie keine Stärke erzeugen, doch zahlreich und gross sind; es ist aber immerhin nicht ausgeschlossen, dass denselben irgend welche bis jetzt unbekannte Rolle zukomme.

Die Chromatophoren, deren Gesammtheit in jeder Pflanze als das Chromatophorensystem zusammengefasst werden soll, führe[illegible]ndtscha[illegible] unabhängiges Leben; sie verhalten sich eher wie selbständige [illegible]men als wie die Glieder eines Organismus. Die Chromatophoren gehen nämlich ausschliesslich aus anderen Chromatophoren hervor, sie entstehen nie durch Neubildung aus dem Zellplasma. Jede zur Fortpflanzung bestimmte Zelle erhält von der Mutterpflanze, ausser einem Zellkerne resp. einer Mehrzahl solcher, auch ein oder meist mehrere einander gleichartige Chromatophoren und die sämmtlichen, so überaus ungleichartigen Chromatophoren der Tochterpflanze, stammen von denjenigen dieser ersten Zelle, also auch von der Mutterpflanze und von sämmtlichen Vorfahren der letzteren direkt ab; es ist aber hervorzuheben, dass, wie es scheint, nur bei niederen Gewächsen die Tochterpflanze von ihren beiden Eltern Chromatophoren enthält; bei den meisten Algen und sämmtlichen höheren Pflanzen dringt kein Chromatophor aus der männlichen Zelle in das Ei ein, und erstere entbehrt derselben überhaupt oft vollständig. Die Entstehung und den genetischen Zusammenhang der verschiedenartigen Chromatophoren darzustellen, ist die Aufgabe des folgenden Kapitels.

2. Die Entstehung der Chromatophoren [1]).

Früher wurde allgemein angenommen, dass die Chromatophoren durch Differenzirung aus dem Zellplasma entstehen, und es wäre in der That bis in die letzte Zeit nicht möglich gewesen, wenigstens für die höheren Pflanzen, den richtigen Sachverhalt aufzufinden, da eine nähere Einsicht in die feineren Structurverhältnisse der Ei- und Meristemzellen, bei der grossen Dichtigkeit ihres Protoplasma und der Zartheit ihrer Chromatophoren, nur mit Hülfe der allerneuesten und besten Systeme für homogene Immersion möglich ist. Der Nachweis, dass die Chromatophoren nicht neugebildet werden, sondern, ähnlich wie die Zellkerne, ausschliesslich durch Theilung vermehrt werden, wurde übrigens nicht zuerst für die höheren Pflanzen, sondern für die Algen, gebracht, und zwar durch Schmitz. Derselbe verfolgte die Entwickelungsgeschichte der Chromatophoren bei einer grossen Anzahl Rhodophyceen, Phaeophyceen und Chlorophyceen und stellte fest, dass sie in keinem Fall durch das Zellplasma gebildet werden, sondern alle die Nachkommen der Chromatophoren der Fortpflanzungszellen sind, und dass letztere ihre Chromatophoren

---

1) Litt.: Mulder, Versuch einer physiologischen Chemie, 1844, S. 294 f. — H. von Mohl: Botan. Zeitung 1855, p. 115. — Ders., Vegetab. Zelle, 1855, p. 205. — Th. Hartig: Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Pflanzen, 1843, p. 107 und Entw. des Pflanzenkeims, 1858. — Arth. Gris: Recherches microscopiques sur la Chlorophylle. Annales des sciences naturelles. Botanique. IV. série, T. VII, 1857. — A. Trécul: Des formations vésiculaires dans les cellules végétales. Ibid. IV. série, Bd. 10. — J. Boehm: Beiträge zur näheren Kenntniss des Chlorophylls. Sitzungsb. der Wiener Akad. d. Wiss. 1856, Bd. 22. — J. Sachs in Lotos, Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1859, p. 6 f. — Ders., Flora 1862, No. 9, 11, 14. — Ders., Bot. Zeit. 1862, p. 365 f. — Ders., Handb. der Experimentalphysiologie der Pflanzen, 1865, p. 313. — Sanio: Ueber endogene Gefässbündelbildung, Bot. Zeit. 1864, p. 193. — Wiesner: Sitzungsb. der Wiener Akad. d. Wiss. 1864, Bd. 49, p. 5. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, p. 364. — Wiesner: Pringsheim's Jahrb. Bd. 8, p. 576 u. 579. — Haberlandt: Bot. Zeit. 1877, p. 378. — Mikosch: Sitzungsb. der Wiener Akad. d. Wiss. 1878, Bd. 78. — Stöhr: Ibid. Bd. 79. — Dehnecke: Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. Diss., Bonn 1880. — Schimper: Bot. Zeit. 1880. — Ders., Bot. Centralblatt 1882, Bd. 12, p. 175. — Arth. Meyer: Ibid. Bd. 12, p. 314. — Schmitz: Die Chromatophoren der Algen. Verh. des naturw. Vereins der preuss. Rheinlande und Westfalen. 40. Jahrg. 1883. — Schimper: Bot. Zeit. 1883, No. 7, 8, 9. — A. Meyer: Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883.

von der Mutterpflanze erhalten. Die Chromatophoren verhalten sich demnach, ebenso wie die Zellkerne, mehr wie selbständige Organismen als wie die Theile eines Ganzen; sie gehen aus einer Generation in die andere über, ohne je ihre Selbständigkeit aufzugeben.

Es ist bei den Moosen, Farnen und Phanerogamen viel schwieriger als bei den Algen, sich von der continuirlichen Selbständigkeit der Chromatophoren, von ihrem Uebergang aus einer Generation in die andere zu überzeugen; ich habe früher schon (1883) über Untersuchungen berichtet, welche mich zu dem Resultat geführt hatten, dass schon in ganz jungen Embryonen geformte Chromatophoren vorhanden sind, und dass die Chromatophoren des ganzen Organismus die Nachkommen durch Theilung derselben sind. Es war mir aber damals noch nicht gelungen, die Chromatophoren in noch jüngeren Stadien, namentlich in der Eizelle, nachzuweisen, so dass immerhin die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, dass in der letzteren die Chromatophoren noch nicht vorhanden und erst durch Neubildung, etwa in Folge des Geschlechtsakts, entstehen würden, obgleich dies auf Grund der Schmitz'schen Ergebnisse a priori wenig wahrscheinlich erschien.

Jetzt ist es mir mit Hülfe besseren Materials und der besten optischen Hülfsmittel in der That möglich gewesen, diese Lücke auszufüllen, so dass es keinem Zweifel mehr unterliegt, dass bei den höheren Pflanzen, ebenso wie bei den Algen, die Chromatophoren nur durch Theilung anderer Chromatophoren gebildet werden. Im Zusammenhang mit diesen neuen Befunden werde ich auf die früher schon von mir dargestellten Ergebnisse der Untersuchungen an Farnsporen, Samen und Vegetationspunkten[1]) der Vollständigkeit halber zurückkommen.

Ich habe bei drei systematisch weit von einander entfernten phanerogamischen Pflanzen die Anwesenheit von Chromatophoren in der Eizelle und dem Embryosack feststellen können, nämlich bei Hyacinthus non-scriptus, Daphne Blagayana und Torenia asiatica.

Bei Daphne Blagayana (Taf. I, Fig. 1) liegen in der Eizelle,

um den Zellkern angehäuft, vollständig farblose Chromatophoren, die in den von mir untersuchten Präparaten zahlreiche winzige Stärkekörnchen enthielten; das protoplasmatische Stroma dieser Leukoplasten war zwischen den Stärkekörnchen, nach Behandlung mit Salzsäure und nachher mit Jod-Jodkaliumlösung, leicht erkennbar.

Ganz Aehnliches wie von Daphne Blagayana gilt auch von Hyacinthus non-scriptus (Taf. I, Fig. 2); auch da enthält die Eizelle zahlreiche Leukoplasten, welche von kleinen Stärkekörnern erfüllt sind; das Stroma ist zwischen den letzteren sehr reducirt, aber mit Schwefelsäure und Jod doch leicht nachweisbar; einzelne der Leukoplasten enthielten übrigens nur vereinzelte Stärkekörnchen oder entbehrten derselben vollständig.

Bei Torenia asiatica, wo bekanntlich der obere Theil des Embryosackes aus der Mikropyle hervortritt, kann man ohne weitere Präparation die Chromatophoren in der Eizelle erkennen; ebenso wie in den eben beschriebenen Fällen sind es stärkehaltige zarte Leukoplasten. Zum grössten Theil sind dieselben um den Zellkern dicht angehäuft, manche liegen aber frei und vereinzelt, und an diesen kann man den am Stärkekorn befestigten und hervorragenden Leukoplasten erkennen; hier gelingt es auch relativ leicht, die Anwesenheit von Leukoplasten im Embryosack nachzuweisen.

Auch bei Moosen ist es mir gelungen, Chromatophoren in der Eizelle zu beobachten, nämlich bei Atrichum undulatum und Anthoceros laevis.

Es ist nicht gerade leicht, bei Atrichum näheren Einblick in die feineren Structurverhältnisse der Eizelle zu gewinnen, da die Wand des Archegonium nicht sehr durchsichtig ist und ihr Zellinhalt zu Täuschungen Anlass geben kann. Es gelang mir jedoch, nach vielen vergeblichen Versuchen, bei Behandlung mit Glycerin in geeigneter Verdünnung, durch die durchsichtig gewordene Archegoniumwand hindurch, in der etwas contrahirten Eizelle blasse, aber deutlich grüne Chloroplasten zu erkennen. Bei Anthoceros ist es auf den jugendlichen Stadien der Entwickelung des Archegonium leicht, das blass-grüne Chromatophor der Eizelle zu sehen; zur Zeit der Empfängniss wird dasselbe aber ganz farblos und ist als zart con-

tourirte, etwas dichtere Masse nur durch Vergleich ungleich alter Zustände nachzuweisen.

Auf Grund dieser Ergebnisse, im Zusammenhang mit den umfangreichen Beobachtungen von Schmitz an den Algen, können wir wohl als feststehend betrachten, dass die Eizellen Chromatophoren von der Mutterpflanze erhalten.

Das Gleiche wie von den Eizellen gilt auch von den ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen. In denjenigen der Algen fand Schmitz stets geformte Chromatophoren und ich bin für die Moose und Farne zu dem gleichen Ergebniss gelangt. Die Sporen der Moose enthalten in der Mehrzahl der Fälle Chloroplasten, die häufig sogar lebhaft grüne Färbung besitzen, und das Gleiche gilt von gewissen Familien der Pteridophyten, nämlich von den Equisetaceen, Osmundaceen und Hymenophyllaceen.

Von den Chromatophoren der Archicarpien oder der ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen stammen alle Chromatophoren der aus denselben entstehenden Organismen, eine Neubildung findet auf keiner Entwickelungsstufe statt.

Man kann bei sehr vielen Pflanzen die Entwickelung des Chromatophorensystems geradezu Schritt für Schritt verfolgen; überall zeigen sich Theilungsstadien, die auf Vermehrung der Chromatophoren hinweisen, nirgendwo kommt eine Erscheinung zum Vorschein, welche eine Neubildung nur möglich erscheinen lassen würde.

Was zunächst den Keim in seiner Entwickelung bis zur Samenreife betrifft, so finden wir in sämmtlichen Zellen desselben geformte Chromatophoren, sei es Leukoplasten, sei es Chloroplasten, zum Theil in Vermehrung durch Theilung begriffen.

Bei der Samenreife werden diese Chromatophoren keineswegs resorbirt, wie es früher angenommen wurde; ich habe in meiner früheren diesbezüglichen Arbeit vielmehr gezeigt, dass die Chromatophoren auch im reifen Samen überall nachweisbar sind; an diesen Angaben habe ich nach erneuter Untersuchung nichts zu ändern. Die Veränderungen, welche die Chromatophoren bei dem Reifwerden des Samens erfahren, bestehen in einer mehr oder weniger starken Schrumpfung, und wo sie grün waren, manchmal, aber keineswegs immer, einer partiellen Entfärbung. Es ist z. B. sehr leicht, sich

von der Anwesenheit geformter, schön grüner Chloroplasten im Embryo des reifen Samen von Geranium-Arten, etwa G. sibiricum oder G. nemorosum, zu überzeugen. Andere Embryonen, bei welchen die grüne Farbe äusserlich nicht oder nur wenig zum Vorschein kommt, enthalten nichtsdestoweniger Chloroplasten; dieselben sind allerdings blass und zart und derart von den Aleuronkörnern verdeckt, dass sie nur an sehr zarten Schnitten, in starkem Glycerin, sichtbar werden (z. B. Linum austriacum, Helianthemum, Isatis, Lupinus, in dessen Samen Pfeffer sie bereits gesehen[1]) etc.). Bei Phaseolus werden die Chloroplasten vollständig farblos und sind derart von den kleinen Aleuronkörnern verdeckt, dass sie kaum mit Sicherheit erkannt werden können; bei der Keimung erzeugen aber gewisse, dem Zellkern aufliegende, Körner, die sich durch geringere Grösse und schwächeren Glanz von den Aleuronkörnern unterscheiden, Stärkekörner, und werden nachher grün[2]).

Eine Wiederauflösung der Chromatophoren bei der Keimung, wie sie neuerdings von Haberlandt[3]) als wahrscheinlich angegeben wird, findet nicht statt. Der genannte Autor meint, dass bei der Keimung chemische Processe sich im Samen abspielen, welchen so zarte Gebilde wie die Chromatophoren nicht widerstehen würden; in Wirklichkeit kann man sich hingegen leicht überzeugen, z. B. bei Lupinus, Geranium etc., dass die Chromatophoren bei der Keimung erhalten bleiben und sogar meist schon in den ersten Stadien des Keimungsprocesses Stärke zu erzeugen beginnen.

Wie ich es früher bereits gezeigt habe[4]), sind in den Vegetationspunkten Chromatophoren stets vorhanden.

Bei den Algen ist es, wie bereits von Schmitz nachgewiesen worden, in den meisten Fällen ein Leichtes, sich von der Anwesenheit geformter Chromatophoren im Vegetationspunkte zu überzeugen; nur die massiv gebauten Florideen und Phaeophyceen sowie die Characeen bieten einige Schwierigkeit.

Die Figuren ~~1, 2~~, 3, 4, Taf. I, welche die Vegetationspunkte

1) Pringsheim's Jahrb., Bd. 8, S. 514.

2) Nicht ganz richtig ist dieser Vorgang dargestellt worden von Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper, 1880, p. 28.

3) Physiologische Anatomie, 1884, p. 198

4) Bot. Ztg. 1883, S. 106 f.

von Sphacelaria cirrhosa, Dichyopteris polypodioides, Ceramium sp. und Peyssonellia squamaria darstellen, mögen als Illustration dienen; im Uebrigen sei auf das den Chromatophoren der Algen gewidmeten Kapitel hingewiesen.

Bei den Moosen liegen in der Scheitelzelle des Sprosses entweder, und wohl gewöhnlich, Chloroplasten (z B. Anthoceros laevis, Aneura pinguis, Plagiochila asplenioides, Mnium hornum etc.) oder Leukoplasten (Sphagnum). Diese Chromatophoren sind ganz gleichartig, gleich gross, zu jeder Zeit nachweisbar; irgend welche Erscheinung, die für Neubildung sprechen würde, ist ebensowenig wie bei den Algen vorhanden, während Theilungsstadien, namentlich in der Zone, wo Wachsthum und Zelltheilung am stärksten sind, also etwas tiefer als der eigentliche Scheitel, sowie in den jungen wachsenden Theilen überhaupt, äusserst zahlreich sind.

Die Verhältnisse in den Vegetationspunkten bei höheren Pflanzen hatte ich in meiner citirten früheren Arbeit bereits beschrieben; der Vollständigkeit halber muss ich hier darauf in Kürze zurückkommen.

Chloroplasten habe ich bei Pteridophyten und Phanerogamen nur selten im Vegetationspunkte gefunden. Solche kommen z. B. der Scheitelzelle der Wurzel von Azolla caroliniana, zu, wo sie zwar sehr klein, aber wohl unterscheidbar sind; ebenso kommen sie in den Vegetationspunkten der dünneren Wurzeln von Hydrocharis morsus ranae, denjenigen der Lemna-Arten, und namentlich schön in den Luftwurzeln beinahe aller untersuchten epiphytischen Orchideen, deren Vegetationspunkte bekanntlich oft als grüne Kegel die weisse pergamentartige Wurzelhülle überragen; auch kommen sie den Luftwurzeln einiger mit den letztgenannten Orchideen in ihrer Lebensweise übereinstimmenden Aroideen, z. B. Anthurium lanceolatum, violaceum, zu.

In der grossen Mehrzahl der Fälle jedoch enthalten die Vegetationspunkte, auch wenn sie dem Lichte ausgesetzt sind, Leukoplasten, deren Erkennung vielfach grosse Schwierigkeiten bietet[1]). Eins der günstigsten Objecte, die ich bisher finden konnte, ist Impatiens parviflora, in deren relativ durchsichtigen Scheitel-

1) Vgl. die Figuren 1, 3 und 4, Bot. Zeit. 1883, Taf. I.

meristemzellen die Leukoplasten als mattglänzende, relativ grosse Kugeln wohl unterscheidbar sind, und ebenfalls waren sie leicht bei Tropaeolum majus, Reseda odorata, in etiolirten Sprossen von Dahlia variabilis erkennbar. Bei Amaranthus retoflexus und Chenopodium album ist der Zellinhalt grobkörnig und erschwert nähere Einsicht in die feineren Structurverhältnisse der Zelle; immerhin war es auch da möglich, in günstigen Fällen die Leukoplasten zu erkennen.

Bei den Monocotyledonen sind, soweit untersucht, die Leukoplasten im Vegetationspunkt kleiner als bei den Dicotyledonen; bei den Tradescantia-Arten, z. B. Tradescantia Selloi, stellen sie sehr kleine, etwas glänzende Kügelchen dar, welche sich nach Behandlung mit Pikrinsäure und Haemateïn-Ammoniak dunkler färben als das umgebende Plasma und deren Natur aus dem Vergleich ungleich alter Zustände unzweifelhaft hervorgeht. Ebenso sind die Leukoplasten im Vegetationspunkt der Luftwurzeln von Hartwegia comosa klein, jedoch relativ leicht erkennbar.

Die durchsichtigen, schlanken Kegel gewisser Wasserpflanzen, wie Hippuris, Elodea, sind viel weniger günstige Objecte, als man es wohl annehmen möchte, indem ihre Leukoplasten Stärkekörner enthalten und nur eine äusserst zarte, von dem umgebenden Plasma kaum unterscheidbare Hülle um dieselben bilden. Arth. Meyer's Angabe, dass die Zellen des Scheitelmeristems von Elodea canadensis Chloroplasten enthalten, kann ich nicht bestätigen.

Aus den gleichartigen Chromatophoren der Vegetationspunkte entwickeln sich die verschiedenartigen Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten der fertigen Gewebe. Näheres darüber wird in den folgenden Kapiteln beschrieben werden.

Die eben dargestellte Entstehungsgeschichte des Chromatophorensystems steht in Widerspruch mit den Angaben der früheren Autoren, welche einen wesentlich anderen Bildungsmodus behaupteten. Der Widerspruch findet, wie ich glaube, seine Erklärung in der ganz ungleichen Leistungsfähigkeit der neuesten und der älteren Mikroskope, ferner auch darin, dass höhere Pflanzen, und zwar manchmal sehr ungünstige, wie z. B. die viel untersuchten Cotyledonen

der Bohne, als Ausgangspunkt der Untersuchung gewählt wurden, während die Algen, auch die einfacheren Moose mit ihren meist grossen Chromatophoren, die viel weniger häufig als bei den höheren Pflanzen farbstofffrei sind, mit ihrem einfachen, durchsichtigen Bau, der eine Untersuchung unverletzter ganzer Theile ermöglicht, bei weitem günstigere Objecte liefern. Ja, ich muss gestehen, dass die Beweiskraft meiner mühsam erworbenen Resultate über die Entstehung der Chromatophoren bei den höheren Pflanzen zum guten Theil auf der vollständigen Analogie, welche sie mit den Algen, wo die Vorgänge leicht zu controlliren sind, aufgedeckt haben, beruht. Der Schluss A. Meyer's, dass, da der Vegetationspunkt von Elodea Chromatophoren enthält, eine Neubildung der letzteren überhaupt nicht und nirgendwo stattfindet, entbehrte daher auch jeder Begründung. Nur auf Grund der Erscheinungen bei den Algen und vergleichender Untersuchungen nicht blos zahlreicher Vegetationspunkte, sondern auch der Eizellen, Embryonen und Samen, kann man in der That mit grösster Sicherheit behaupten, dass die Vermehrung der Chromatophoren nur durch Theilung anderer Chromatophoren geschieht.

Eine nothwendige Bedingung, um die Chromatophoren in Vegetationspunkten und in Eizellen zu beobachten, ist grosse Vorsicht bei der Präparation; nur in ganz und gar unversehrten Zellen, die mindestens durch eine Zellschicht von der Schnittfläche getrennt sind, resp. in den Eizellen intakter Embryosäcke, wird man im frischen Zustande die Chromatophoren erkennen können; schon geringe Verletzungen bedingen eine Contraction und ein Glänzendwerden des Protoplasma, die von den meisten früheren Autoren nicht als das Product der Präparation erkannt wurden, und dann ist auch von den Leukoplasten, sogar von den Chloroplasten, in Vegetationspunkten nichts mehr zu erkennen; im letzteren Falle sieht es so aus, als wäre das Zellplasma gleichmässig grün gefärbt. In dieser glänzenden farblosen, oder scheinbar in ihrer ganzen Masse grün gefärbten, Plasmaschicht liess man früher die Chloroplasten durch Neubildung entstehen, indem eine zuerst gleichmässig in dem Zellplasma vertheilte Substanz sich um bestimmte Centren ansammeln sollte. Jetzt noch, mit unseren besten optischen Hülfsmitteln, könnte man leicht zu der gleichen Annahme kommen, wenn man

nicht die eben erwähnten Vorsichtsmaassregeln streng beobachtet. In allen Fällen, für welche diese Bildungsweise der Chlorophyllkörner früher beschrieben wurde, lässt sich mit unseren jetzigen Mikroskopen der Nachweis führen, dass geformte Chromatophoren stets von Anfang an vorhanden sind, und dass die scheinbare allmälige Bildung derselben nur in einer Grössenzunahme resp. Abnahme in Dicke und Dichtigkeit der umgebenden Plasmaschicht beruht.

Ausser durch Differenzirung aus dem Zellplasma nahm man früher an, dass eine Bildung von Chlorophyllkörnern in stärkehaltigen Zellen dadurch stattfinden könnte, dass das Zellplasma sich um die Stärkekörner ansammelte und ergrünte; solche Chlorophyllkörner wurden entweder als falsche bezeichnet, oder, nach dem Vorgange Mikosch's, als Stärkechlorophyllkörner.

Dieser letztere Bildungsmodus wurde zuerst 1855 von Mohl folgendermaassen kurz erwähnt: „Es kann, wie dieses in den inneren, Amylumkörner enthaltenden Zellen bei einer dem Lichte ausgesetzten Kartoffel so deutlich zu sehen ist, und in ausserordentlich vielen Fällen in den in der Knospe befindlichen Blättern stattfindet, das Amylum früher vorhanden sein, und das Chlorophyll sich um die Amylumkörner wie um einen Kern ansammeln[1])“.

In neuerer Zeit gelangten Haberlandt und Mikosch auf Grund umfassender Untersuchungen zu dem Schluss, dass der von Mohl beschriebene Modus der Chlorophyllkornbildung durch Umlagerung von Protoplasma um Stärkekörner eine sehr häufige Erscheinung sei. Sachs hatte die Chlorophyllkörner, welchen der letztere Bildungsmodus zukommen sollte, als „falsche“ bezeichnet und von den echten scharf unterschieden; Haberlandt versucht dagegen den Nachweis zu liefern, dass in den Cotyledonen von Phaseolus vulgaris die Chlorophyllkörner durch Umhüllung von zusammengesetzten Stärkekörnern entstehen und sich dennoch weder anatomisch noch physiologisch von echten unterscheiden, und glaubt gezeigt zu haben, dass auch echte Chlorophyllkörner in der bereits von Mohl angegebenen Weise, nämlich durch Umhüllung der Stärkekörner mit ergrünendem Protoplasma, entstehen können.

---

1) l. c. p. 115.

Die Arbeit Mikosch's lieferte im Wesentlichen eine Bestätigung und Erweiterung der Angaben Haberlandt's. Die wichtigsten Resultate seiner Untersuchungen fasst er dahin zusammen, dass in allen jungen, mit Stärkekörnern erfüllten Organen die Chlorophyllkörner durch Umhüllung eines Stärkekorns mit grünem resp. gelbem Plasma entstehen; „innerhalb der Plasmahülle geht eine allmälige Auflösung der Stärke vor sich, der, wenn das Stärkekorn ein zusammengesetztes war, ein Zerfall in seine Theilkörner vorangeht. Die auf diese Art entstandenen Chlorophyllkörner nenne ich Stärkechlorophyllkörner[1])".

Diese Stärkechlorophyllkörner sind nach Mikosch functionsfähig und unterscheiden sich überhaupt nicht von den durch Differenzirung aus dem Zellplasma entstandenen „Plasmachlorophyllkörnern", welche nur in stärkefreien jungen Organen gebildet werden. Dass es sich bei der Bildung der Stärkechlorophyllkörner keineswegs um eine Ergrünung des um die Stärkekörner gelagerten Zellplasma, sondern um die Ergrünung eines farblosen Chromatophor handelt, ist 1880 ungefähr gleichzeitig von Dehnecke und mir nachgewiesen worden. Dehnecke untersuchte die Objecte, welche den Untersuchungen Haberlandt's und Mikosch's zu Grunde gelegen hatten, nach, und stellte überall fest, dass diese Stärkekörner in „Etiolinkörpern" entstehen, welche später ergrünen und zu Chlorophyllkörpern werden. Die einzelnen Angaben Dehnecke's sind jedoch in vielen Punkten nicht ganz richtig.

In einer Arbeit „Ueber die Entstehung der Stärkekörner" (1880) zeigte ich, dass Stärkebildung nie im Zellplasma stattfindet, dass die Stärkekörner vielmehr stets entweder durch Chlorophyllkörper, oder die denselben homologen Stärkebildner (jetzt Leukoplasten genannt) erzeugt werden. Die Bildung der falschen Chlorophyllkörner oder Stärkechlorophyllkörper beruht nach meinen damaligen Angaben, an welchen ich nichts zu ändern habe, stets auf der Ergrünung eines Leukoplasten. Meine diesbezüglichen Beobachtungen wurden von A. Meyer bestätigt; namentlich stellte derselbe den richtigen Sachverhalt für die vielfach aber ungenau untersuchten Cotyledonen von Phaseolus multiflorus sowie auch für einige Laubblätter dar.

1) l. c. p. 23 d. S. A.

Dass durch diese Untersuchungen auch der Unterschied zwischen Plasmachlorophyllkörnern und Stärkechlorophyllkörnern hinfällig wird, braucht nicht betont zu werden.

Ausser den eben betrachteten sind noch andere Ansichten über die Bildung der Chlorophyllkörner, welche jedoch meist wenig Anklang fanden, ans Licht gebracht worden. So glaubte Mulder, dass die Chlorophyllkörner durch Umwandlung von Stärkekörnern entstehen und ähnliche Anschauungen sehen wir auch von Boehm (1856) und Hartig vertreten. Der letztgenannte Autor nimmt auch an, dass die Chlorophyllkörner aus Kernkörperchen und Aleuronkörnern entstehen können; er war nämlich der Meinung, dass eine Neubildung der Chlorophyllkörner nicht stattfinde, sondern dass dieselben aus anderen geformten Zellbestandtheilen hervorgehen, eine Ansicht, die sich der in dieser Arbeit vertretenen mehr nähert als die Anschauungen der meisten früheren Autoren, wenn auch die Thatsachen wesentlich anders sind, als sie Hartig dargestellt.

Von Gris wurde 1856, auf Grund eingehender Untersuchungen, behauptet, dass die Chlorophyllkörner aus dem Zellkern entstehen, dass sie aus demselben „emanirt" werden; diese Ansicht wurde von Trécul für gewisse Fälle angenommen, hat aber sonst wohl nie einen Vertreter gefunden.

3. Entwickelung und Gliederung des Chromatophorensystems.

In diesem und den folgenden Kapiteln wird die Entwickelung des Chromatophorensystems bei den verschiedenen Klassen des Pflanzenreichs des Näheren beschrieben werden, um zu zeigen, auf welche Weise die oft so verschiedenartigen Chromatophoren fertiger Organe aus den ganz gleichartigen der ersten Zelle entstanden sind, und wodurch sich in dieser Hinsicht die verschiedenen Abtheilungen des Pflanzenreichs unterscheiden; der Vergleich der höheren Gewächse mit den niederen wird uns gleichzeitig erlauben, einige Schlüsse und Hypothesen über die phylogenetische Entwickelung des Chromatophorensystems aufzustellen.

In diesem Kapitel sollen die erwähnten Verhältnisse in ganz allgemeinen Zügen besprochen werden; die folgenden werden eine

mehr oder weniger eingehende Beschreibung des Entwickelungsmodus und auch der Gliederung des Chromatophorensystems bei den Algen, Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen bringen.

Bei den einfachsten Algen sind bekanntlich meist alle Zellen gleichwerthig, alle in gleicher Weise fähig, abwechselnd rein vegetative und reproductive Functionen zu übernehmen; die Chromatophoren dieser niedersten Gewächse bleiben innerhalb des Entwickelungscyclus der Zelle gleichartig oder werden doch durch die erwähnten Metamorphosen nur unwesentlich beeinflusst. Es kommen diesen einfachsten Pflanzen stets nur eine Art Chromatophoren, und zwar assimilirende, zu, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, Chloroplasten, deren einzige Veränderungen in Grössenzunahme und Theilungen beruhen. Bei denjenigen Gewächsen, deren Körper eine höhere Gliederung besitzt, bei welchen neben den vegetativen besondere Reproductionsorgane ausgebildet sind, wo wiederum jede dieser beiden Kategorien von Organen aus ungleichartigen, zu besonderen Functionen ausgerüsteten Zellen bestehen, finden wir eine dieser complicirten Gliederung entsprechende Ungleichartigkeit in den Elementen des Chromatophorensystems, und zwar eine um so tiefgreifendere, als die Differenzirung des Pflanzenkörpers höher ist; besondere Zellen sind speciell für die Assimilation ausgebildet und in ihnen sind dementsprechend die Chloroplasten oder sonstigen assimilirenden Chromatophoren besonders zahlreich und gross; in den übrigen, zu anderen Zwecken ausgerüsteten Zellen werden die Chromatophoren an Zahl und Grösse reducirt, nicht selten ganz unterdrückt, oder sie erfahren Metamorphosen, durch welche sie zur Ausführung neuer Functionen befähigt werden.

Bei diesen Gewächsen besteht das Chromatophorensystem aus mehr oder weniger ungleichartigen Elementen; die ganz gleichartigen Chromatophoren der Anfangszelle erleiden also im Laufe ihrer weiteren Entwickelung mehr oder weniger tiefgreifende und zwar ungleichartige Veränderungen, welche, soweit sie direct erkennbar sind, die Grösse, die Gestalt und die Farbe betreffen. Die Veränderungen der Farbe sind bei weitem die wichtigsten, indem die Functionen der Chromatophoren durch das Vorhandensein von Pigmenten und die Natur derselben sehr wesentlich beeinflusst werden, und

Veränderungen der Farbstoffe in sehr vielen Fällen mit auffallenden Veränderungen der Grösse und der Gestalt verbunden sind.

Veränderungen der Grösse erleiden im Laufe ihrer Entwickelung die Chromatophoren auch der einfachsten Algen; bei diesen ist, wie wir nachher noch sehen werden, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, nur ein Chromatophor in jeder Zelle vorhanden; Wachsthum und Theilung finden gleichzeitig in demselben und im Cytoplasma statt. Aber auch bei den Gewächsen mit zahlreichen kleinen Chromatophoren, deren Theilungen und Wachsthum unabhängig von denjenigen der Zelle sich abspielen, pflegen dieselben mit dem Alter des Pflanzentheils, in welchem sie liegen, an Grösse zuzunehmen. Die Chromatophoren sind nämlich in den Vegetationspunkten beträchtlich kleiner als in ausgewachsenen Organen. Dieses ist nicht eine Folge davon, dass dieselben sich in den ersteren häufiger theilen würden; es sind im Gegentheil ihre Theilungen im Vegetationspunkt spärlich und werden erst in einiger Entfernung des Scheitels, in der Zone, wo bekanntlich auch Wachsthum und Theilung der Zellen am lebhaftesten vor sich gehen, ausgiebig; in dieser letzteren Zone aber sind nichtsdestoweniger die Chromatophoren beträchtlich grösser als in den Vegetationspunkten. Das Gleiche wie von den letzteren gilt auch von den Eizellen und den ersten Entwickelungsstadien des Keims, von den Cambium- und Initialgewebezellen überhaupt. Die Reduction der Chromatophoren in diesen Zellen beruht darauf, dass ihnen irgend welche biologische Function in denselben nicht zukommt; Assimilation und Stärkebildung finden im Urmeristem sehr selten statt und Schauwirkungen sind vollständig ausgeschlossen. Ihre Rolle ist jedoch nichtsdestoweniger sehr wichtig, indem ja alle oder beinahe alle Zellen, die in den Meristemen angelegt werden, mindestens ein Chromatophor erhalten müssen. In den nicht zelligen Schläuchen von Vaucheria und Bryopsis fehlen die Chromatophoren in der Spitze sogar vollständig. Ein so ausgesprochener Unterschied ist übrigens nicht immer vorhanden; im Moosprotonema und bei manchen Algen sind die Chromatophoren der Scheitelzelle und diejenigen der ausgewachsenen Zellen ungefähr gleich gross.

Die kleinen Chromatophoren des Vegetationspunktes nehmen bei einfacheren Gewächsen mit Scheitelwachsthum gleichmässig an

Grösse zu; meist jedoch ist die Grössenzunahme eine mehr oder weniger ungleichmässige, so dass ungleichwerthige Zellen im fertigen Zustand zum grössten Theil ungleich grosse Chromatophoren enthalten. Letzteres ist bei sämmtlichen höheren Gewächsen, von den Moosen aufwärts, aber auch schon bei den höchst entwickelten Algen der Fall; die auffallendsten Schwankungen kommen sogar bei gewissen Florideen vor (Ceramium, Polysiphonia, Peyssonellia etc.), wo auch der Grössenunterschied zwischen den Chromatophoren des Vegetationspunkts und denjenigen der ausgewachsenen Zellen am bedeutendsten ist.

Bei den Phanerogamen sind Unterschiede in der Grösse der Chromatophoren ungleicher Pflanzenarten nur selten (Orchideen) vorhanden; ganz anders bei den Algen, wo ihre Dimensionen äusserst wechselnd sind und schon innerhalb einer Gattung, vielleicht sogar bei einer und derselben Art, sehr ungleich sein können. So verhält sich Cladophora, wo bei gewissen Arten nur ein einziges Chromatophor, bei anderen mehrere kleine Scheiben in jeder Zelle liegen.

Bei aller Mannigfaltigkeit der Gestalt und Grösse der Chromatophoren bei den Algen ist doch eine Gesetzmässigkeit unverkennbar. Einmal sind dieselben, mit der blos scheinbaren Ausnahme von Cladophora und einigen anderen ähnlichen Fällen, über welche ich zurückzukommen haben werde, bei benachbarten Arten und sogar Gattungen einander ähnlich gestaltet und sind daher für die systematische Begrenzung von Gattungen und sogar grösseren Gruppen benutzt worden. Sodann weichen in den sicher aufgestellten phylogenetischen Entwickelungsreihen die Chromatophoren der Anfangs- und Endglieder zwar manchmal sehr wesentlich von einander; die Mittelglieder aber zeigen uns nicht selten in deutlichster Weise die Uebergänge zwischen diesen extremen Formen. Ich will diesen letzteren Punkt etwas näher berühren, obgleich ich mir wohl bewusst bin, dass ich hiermit einen sehr unsicheren Boden betrete; immerhin dürften die folgenden Betrachtungen vielleicht zu einigen Discussionen und Nachuntersuchungen Anlass geben und hiermit ihren Zweck erreichen.

Treffend vergleicht Falkenberg den Stammbaum der Thallophyten mit „den Torfmoosen, deren Stamm am Gipfel weiterwachsend sich verzweigt, während sein unteres Ende der Verwesung anheim-

fällt; greifen wir in einen Rasen hinein, so ziehen wir wohl eine Anzahl isolirter Aeste heraus, aber in welcher Weise sich ihre unteren Enden einstmals aneinander gesetzt haben . . . . das lässt sich nicht mehr nachweisen“. Einem der scharfsinnigsten Kenner niederer Pflanzenformen, de Bary, verdanken wir den Versuch einer Reconstruction natürlich nicht des ganzen Stammbaums, sondern der noch lebenden Zweige desselben, und an diesen Versuch werde ich mich im Folgenden halten[1]). Abgesehen von den Schizophyten, deren Beziehungen zu dem übrigen Pflanzenreich uns ganz unklar sind, finden wir an der Basis der noch lebenden Aeste des Stamm-

1) Derselbe mag hier, soweit er uns interessirt, reproducirt werden:

		Chlorophyceae.				
		„Palmellaceae“	Chlamydomonas	Botrydium	Protococcaceae	
	Diatomeae? Conjugatae.	Ulvaceae Ulothrix etc.	Pandorina Gonium	Acetabularia Codium etc.	Hydrodyctium Cladophora Chroolepus	Phaeophyceae { Ectocarpeae
Fungi	←	Cylindrocapsa Oedogonieae	Eudorina Volvox.	? Vaucheria Characeae.		Phaeospor caet. Cutleria Fucaceae.
	Rhodophyceae Bangia Chantransia	Coleochaete				
	Florideae caet. Dudresnaya Rhodomeleae.	⋮				
		Bryophyta Pteridophyta Gymnospermae Angiospermae				

Ich habe, wie gesagt, einiges, das für meinen Zweck irrelevant war, bei Seite gelassen: Die vollständige Tabelle sowie Näheres darüber in de Bary's wohlbekannter Arbeit Bot. Zeit. 1881, Nr. 1 u. 2.

baums die Palmellaceen und einzelligen Protococcaceen; inwiefern dieselben mit den wirklichen Ahnenformen übereinstimmen, muss allerdings dahin gestellt bleiben; es sprechen aber viele Gründe dafür, dass sie von den letzteren nicht sehr verschieden sind. Leider lässt bekanntlich die systematische Kenntniss dieser einfachsten Gewächse sehr viel zu wünschen übrig; diejenigen unter ihnen aber, welche als wirklich selbständige Formen zweifellos erkannt worden sind, besitzen ohne Ausnahme je nur ein einziges im Verhälthältniss zur Zelle sehr grosses Chromatophor von gewöhnlich muldenförmiger, selten sternförmiger Gestalt. An der Basis einer jeden der von de Bary aufgestellten Reihen finden wir Pflanzenformen mit ganz ähnlichen Chromatophoren, ausgenommen die Siphoneenreihe, deren unterstes Glied, Botrydium, ja einer viel höheren Entwickelungsstufe angehört als die Palmellaceen und einzelligen Protococcaceen. In den Anfangsgliedern befindet sich also überall ein einzelnes, grosses Chromatophor in jeder Zelle; in den Endgliedern hingegen, soweit dieselben überhaupt eine höhere vegetative Differenzirung aufweisen, enthalten die Zellen eine grosse Anzahl kleiner Chromatophoren. Die fortschreitende Differenzirung des vegetativen Körpers ist demnach mit einer Zersplitterung des ursprünglich einzigen Chromatophor verbunden worden, und nähere Ueberlegung zeigt uns, wie es bereits Haberlandt hervorhebt, dass zahlreiche kleine Chromatophoren in der That für die Pflanze günstiger sind als einzelne grosse; es sieht so aus, wie derselbe Autor bemerkt, als wären zuerst alle möglichen Grössen und Gestalten erprobt worden, bevor eine, die günstigste, definitiv fixirt wurde. Diese Modificationen der Grösse und Gestalt sind aber keineswegs sprungweise und regellos, sondern ganz allmälig vor sich gegangen; die so überaus ungleich gestalteten Chromatophoren der Anfangs- und Endglieder jeder Reihe sind durch ganz allmälige Uebergänge verbunden und die Zerstückelung des einzigen Chromatophor in mehrere, gehört sogar noch dem normalen Entwickelungsgang gewisser niederer Pflanzenformen an.

Betrachten wir zunächst die uns am meisten interessirende Reihe, diejenige, welche nach de Bary in den Phanerogamen gipfeln würde, so finden wir in derselben, bis zu dem einfachsten der

Moose, Anthoceros, aufwärts, eine überraschende Gleichartigkeit nicht nur der Gestalt, sondern auch des feineren Baues der Chromatophoren. Die relativ gut bekannte Palmellaceengattung Tetraspora, die wir als eins der einfachsten Glieder zuerst hervorheben wollen, besitzt, wie die grosse Mehrzahl der Palmellaceen, ein grosses muldenförmiges Chromatophor; mit unbedeutenden, durch die Form der Zellen bedingten Modificationen finden wir ein ganz ähnlich gestaltetes und zwar ebenfalls vereinzeltes Chromatophor bei Ulva (Taf. II, Fig. 17), Enteromorpha, Monostroma, Ulothrix, Coleochaete, Aphanochaete, Anthoceros (Taf. II, Fig. 15—16), und die Aehnlichkeit erstreckt sich, wie gesagt, bis auf die feinsten Structurverhältnisse, ein Punkt, auf welchen ich im folgenden Abschnitt zurückkommen werde. In den Zellen des Sporogonium von Anthoceros findet die erste Andeutung der Zersplitterung des bisher vereinzelten Chromatophor statt; die meisten Zellen desselben enthalten nämlich zwei, diejenigen der Epidermis sogar mehrere Chromatophoren, und von Anthoceros aufwärts sind die Chromatophoren überall in Mehrzahl in jeder Zelle vorhanden. In der soeben erwähnten Reihe zeigen nur zwei Formen, die sich auch in anderer Hinsicht von den übrigen deutlich unterscheiden, unwesentliche Abweichungen: Oedogonium und Sphaeroplea. Die Chromatophoren von Oedogonium sind in der Scheitelzelle homogen röhrenförmig und nur ganz unbedeutend von denjenigen der übrigen Formen abweichend; bei der überhaupt sehr eigenartigen Gattung Sphaeroplea sind einige ringförmige Chromatophoren anstatt eines einzigen vorhanden; aber auch da ist die Aehnlichkeit mit den übrigen Formen einleuchtend.

Die einfachsten Florideen, nämlich die Bangiaceen und die eigentlichen Nemalieen, besitzen ebenfalls ein einzelnes Chromatophor in jeder Zelle; dasselbe ist von sternförmiger Gestalt, mit langen, bandförmigen, gezackten und verzweigten Aesten. Bei Batrachospermum bereits und von da aufwärts enthalten beinahe sämmtliche Formen zahlreiche Chromatophoren in ihren Zellen, die immer noch, trotz grosser Mannigfaltigkeit, gemeinsame Eigenthümlichkeiten aufweisen und namentlich gern bandförmige, gezackte Gestalten annehmen. Diejenige Reihe, welcher de Bary in aufsteigender Folge Chlamydomonas, Pandorina, Gonium, Eudorina und Volvox einver-

leibt und welche er als nächst verwandt mit den einfacheren Gliedern der Hauptreihe (Phanerogamenreihe) betrachtet, hat, wie es scheint, ihren Abschluss in dem vegetativ noch sehr einfachen Volvox erreicht; hier ist die Einzahl und muldenförmige Gestalt überall unverändert geblieben. Die Reihe der Siphoneen dagegen beginnt mit dem bereits relativ hoch entwickelten Botrydium, dessen Anschluss nach unten ganz unbekannt ist, und enthält einige der vegetativ am höchsten entwickelten Algen; hier sind durchweg die Chromatophoren klein und zahlreich, denjenigen der höheren Gewächse ähnlich, so dass in diesem Aste die Zersplitterung sehr früh eingetreten sein muss; Vaucheria und Chara, welche de Bary mit Zweifel den Siphoneen anschliesst, enthalten ähnliche Chromatophoren wie diese. Sehr instructiv endlich ist die Reihe, welche mit den Protococcaceen anfängt und sich in einer seitlichen Auszweigung in die Phaeophyceen fortsetzt; hier wiederum hat in den einfachsten Formen das Chromatophor die Gestalt einer wandständigen, homogenen, oder bei den höheren Formen namentlich, durchbrochenen Scheibe; bei Draparnaldia ist nach Schmitz in jungen Zellen die Platte ganzrandig und ohne Löcher, während sie im ausgewachsenen Zustand mannigfach durchlöchert und gezackt ist[1]. In diesem Ast hat auch die Spaltung des Chromatophor in mehrere getrennte Stücke früh stattgefunden; nach einer Beschreibung von Schmitz, die, weil für diese Betrachtungen von grösster Wichtigkeit, reproducirt werden mag, würde der Uebergang bei Cladophora stattfinden: „Eine eigenthümliche Ausbildung weisen ferner die Chromatophoren der Siphonocladaceen auf. Bei einigen Arten derselben (z. B. bei Cladophora arcta (Fig. 7) aus der Nordsee) bildet das Chromatophor eine einzelne, vielfach durchbrochene wandständige Scheibe. Bei anderen Arten von Cladophora ist diese Scheibe noch viel reichlicher durchbrochen und gelappt, von derselben aber entspringen zahlreichere schmalere oder breitere bandartige Fortsätze, die in das Innere der Zelle hinein vorspringen und dieses mit einem grobmaschigen, grünen Netzwerk erfüllen. Bei sehr zahlreichen Siphonocladaceen (Cladophora u. a.) dagegen erscheint diese Platte in zahlreiche kleine rundlich-eckige Scheibchen von wechseln-

1) Chromatophoren, p. 84.

der Grösse und unregelmässiger Gestalt zertheilt (Fig. 15), so zwar, dass die Gesammtheit dieser Scheibchen in ihrer Anordnung durchaus einer einzelnen, vielfach durchbrochenen Platte der zuvor genannten Cladophora-Arten entspricht. Diese kleinen Scheibchen entstehen während des Heranwachsens der Zelle durch fortgesetzte Zertheilung der heranwachsenden älteren Scheibchen; doch kommt es bei manchen Arten (Chaetomorpha, Valonia u. a.) öfters vor, dass innerhalb einer und derselben Zelle stellenweise diese Zertheilung nur sehr langsam vor sich geht oder ganz stockt und dadurch grössere, unregelmässig gelappte und mannigfach durchbrochene Platten neben zahlreichen kleineren Scheibchen sich ausbilden. Unterbleibt diese Zertheilung während des Heranwachsens der Chromatophoren gänzlich, so nähern sich solche Zellen den ersterwähnten Formen (Cladophora sp.); erfolgt dagegen die Zertheilung regelmässig, so ist das Resultat davon die Bildung jener zahlreichen kleinen isolirten Scheibchen differenter Grösse, die in den Zellen der meisten Siphonocladaceen (Valonia (Fig. 15), Siphonocladus, Microdictyon, Anadyomene, Chaetomorpha, zahlreichen Arten von Cladophora) beobachtet werden, wobei dann diese Scheibchen bald nur in einer wandständigen Schicht ausgebreitet, bald auch in den Strängen und Bändern der Zellmitte vertheilt sind[1]." Von den Cladophoren oder ähnlichen Formen leitet de Bary die Phaeophyceen ab; entsprechend der frühzeitigen Spaltung des Chromatophor in dem Mutterast finden wir auch in dem braunen Seitenast bereits schon bei den einfachsten Formen, den Ectocarpeen (Taf. I, Fig. 13) die Chromatophoren in Mehrzahl in jeder Zelle; diese sind aber noch relativ gross; bei den höheren Phaeophyceen geht die Spaltung weiter und die Gestalt, die wir in den Endgliedern mehrerer Reihen finden, die rund-scheibenförmige, stellt sich hier wiederum definitiv ein (Taf. I, Fig. 4 u. 6).

Wir können demnach mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass ursprünglich je ein einziges grosses Chromatophor in jeder Zelle enthalten war und dass die Spaltung desselben in mehrere Stücke sich mehr oder weniger spät vollzogen hat; diese Spaltung sehen wir sich noch im normalen Entwickelungsgang gewisser

1) Chromatophoren, p. 15—16.

Uebergangsgruppen wiederholen, eine Verschmelzung kleiner Chromatophoren zu einem einzigen hingegen nirgendwo stattfinden.

Was nun die Veränderungen der Gestalt, welche die Chromatophoren einer und derselben Pflanze im Laufe ihrer Entwickelung erleiden, betrifft, so sind solche beinahe bei allen Pflanzen mit dem Wachsthum verbunden. Rundliche Chromatophoren nehmen stets vor der Theilung eine längliche, zuletzt bisquitförmige Gestalt an, und bei den Pflanzen mit Scheitelwachsthum zeigt sich manchmal ein kleiner Gestaltsunterschied zwischen den Chromatophoren des Vegetationspunkts und denjenigen ausgewachsener Zellen; diese Unterschiede sind da, wo Metamorphosen stattfinden, oft sehr gross. Die auffallendsten aber kommen ganz unabhängig von Metamorphosen bei vielen Florideen vor, wo schon innerhalb derselben Zelle oft die mannigfachsten Formen vorkommen und ein und dasselbe Chromatophor im Laufe seiner Entwickelung die wunderlichsten Gestaltmodificationen erleidet, wie ein Vergleich der Fig. 7 u. 8 (Taf. I), welche den Vegetationspunkt und ein fertiges Stammstück von Ceramium sp. darstellen, zeigt; ich werde über diesen Punkt im Kapitel über die Algen zurückkommen.

Manche der Gestaltänderungen, welche die Chromatophoren im Laufe ihrer Entwickelung erleiden, werden von solchen der Zellen, in welchen sie liegen, bedingt oder doch wesentlich beeinflusst. So sind in langgestreckten Zellen die Chromatophoren ebenfalls oft in die Länge gestreckt und ihre Längsaxe derjenigen der Zelle parallel; Fälle dieser Art kommen u. a. bei den Florideen, in den Rhizoiden der Characeen und Moose vor und sind wahrscheinlich blos auf eine Dehnung seitens des in die Länge wachsenden Plasmakörpers zurückzuführen. Langgestreckte Chromatophoren kommen auch in Plasmafäden vor, wo sie ebenfalls einer passiven Dehnung ihre Gestalt verdanken, und letztere wird auch vielfach durch die Einschlüsse in tiefgreifender Weise modificirt. Von Einfluss auf die Gestalt sind endlich auch verschiedene Reize, wie intensive Beleuchtung, Verdunkelung, in gewissen Fällen schon blosse Erschütterung oder chemische Ursachen. Das Nähere über diese letzteren Erscheinungen ist in dem letzten Abschnitte dieser Arbeit beschrieben.

Die physiologisch wichtigsten Veränderungen, welche die Chromatophoren in ihrem normalen Entwickelungsgang erleiden können, sind diejenigen, welche ihre Pigmente betreffen, und die wir, da sie mit einem Functionswechsel verknüpft sind, als Metamorphosen bezeichnet haben. Der Metamorphose sind die Chromatophoren der einfachsten Chlorophyceen und der Diatomeen nicht fähig; dieselben sind bereits in der Spore farbstoffhaltig und verlieren oder verändern ihre Farbe nicht. Die erste normale Farbenänderung, welche wir treffen, wenn wir uns von den einfachsten zu den höheren Algen erheben, ist Verminderung und endlich gänzliches Verschwinden des Pigmentgehalts, also Umwandlung der farbigen assimilirenden Chromatophoren in Leukoplasten. In diesen einfachen Gewächsen ist die Leukoplastenbildung ein nachträglicher Vorgang, eine Umwandlung des farbigen Chromatophor in ein farbloses, während bei den höheren Pflanzen meist der umgekehrte Vorgang stattfindet, indem Ei und Meristeme Leukoplasten enthalten. Der Umstand, dass bei den einfachsten Gewächsen ausnahmslos die Leukoplastenbildung durch Entfärbung farbiger Chromatophoren stattfindet, zeigt in zweifelloser Weise, dass die Leukoplasten phylogenetisch überall als Metamorphosen farbiger, assimilirender Chromatophoren zu betrachten sind, ein Schluss, zu welchem ich aus anderen Gründen bereits in meiner früheren Arbeit (1883) gelangt war.

Die Leukoplastenbildung stellt in den einfachsten Gewächsen, wo sie überhaupt vorkommt, eine Degradationserscheinung dar, die man eigentlich kaum als Metamorphose bezeichnen kann; manchmal, so in vielen Antheridien und Spermatien (Vaucheria, Florideen u. a.), stellt sie nur einen vorübergehenden Zustand vor der Resorption dar, oder wenn letztere unterbleibt, wie in zahlreichen Haarbildungen sowohl der grünen wie der rothen und braunen Algen, kommen den bei der Umwandlung an Grösse sehr reducirten farblosen Chromatophoren allem Anscheine nach gar keine Functionen zu; erst bei den Characeen, und dann allgemein bei den höheren Gewächsen, werden die Leukoplasten zu der Dignität physiologisch wichtiger Organe erhoben.

Während bei den einfacheren Chlorophyceen, Rhodophyceen und Phaeophyceen Eier und Scheitelzellen farbige Chromatophoren enthalten, finden wir bei manchen der höheren Florideen und Fucaceen sowie bei den Characeen Leukoplasten in den Eizellen und vielfach auch in den Vegetationspunkten. Dieses beruht jedoch keineswegs darauf, dass die Beleuchtung nicht intensiv genug wäre, um die Farbstoffbildung zu ermöglichen; bei den Characeen, wohl auch bei den übrigen grünen Algen, ist die Ergrünung unabhängig vom Lichte und die braunen und rothen Algen bedürfen, wenn überhaupt, jedenfalls nur einer überaus geringen Lichtmenge zur Erzeugung ihrer Pigmente. Ich werde über meine diesbezüglichen Beobachtungen in einem späteren Kapitel zurückkommen. Jedenfalls beruht die Farblosigkeit der Eier und Meristeme in den erwähnten Algen nicht auf dem Mangel an Licht, sondern ist blos eine Folge der Arbeitstheilung. Die Function von Stärkebildnern kommt den Leukoplasten der Algen, soweit meine Beobachtungen reichen, nur in den Eizellen von Chara zu; in den übrigen Fällen scheinen dieselben ganz functionslos zu sein, und sind klein und wenig zahlreich.

Bei den Moosen ist die Chlorophyllbildung ebenfalls vom Lichte unabhängig und die Leukoplasten haben nicht eine grössere Bedeutung als bei den Algen. Die fertigen Stengeltheile und Blätter, gewöhnlich auch die Vegetationspunkte und Sporen enthalten Chloroplasten; die Leukoplasten stellen bei den Moosen meist nur einen vorübergehenden Zustand dar, während welches sie keine nachweisbare physiologische Function verrichten. Eine solche vorübergehende Entfärbung zeigt sich gewöhnlich beim Uebergang der geschlechtlichen in die ungeschlechtliche Generation; das Ei und das junge Sporogonium sind meist, wenn auch nicht immer, chlorophyllfrei. Zuweilen sind die Scheitelzelle und ihre ersten Producte (Sphagnum) nicht selten auch die Sporen ebenfalls farbstofffrei. Wie bei den Algen findet bei den Moosen manchmal Entfärbung der Chloroplasten in den Haarbildungen, nämlich den Rhizoiden und Paraphysen, in welch' letzteren jedoch, im Gegensatz zu den Algen, die Leukoplasten meist Stärke erzeugen. Wie bei den Algen findet in den Mutterzellen der Antherozoen Entfärbung und Resorption der Chloroplasten statt. Im Grossen und Ganzen ist der Antheil der Leukoplasten am Chromatophorensystem bei den Moosen

noch relativ schwach und ihre physiologische Bedeutung ganz unwesentlich.

Eine viel wichtigere Rolle als bei Algen und Moosen kommt den Leukoplasten der Pteridophyten und Phanerogamen zu; es ist das namentlich eine Folge des Umstands, dass die Chlorophyllbildung bei der grossen Mehrzahl der Arten nur am Lichte stattfindet, und daher in den tieferen Theilen der Organe sowie in den oft so überaus mächtig entwickelten unterirdischen Bildungen ganz unterbleibt. Die Chromatophoren bleiben in diesen Fällen farblos, mit Ausnahme der cultivirten Möhre, wo sie gelbe und rothe Farbstoffe erzeugen.

Die bei Lichtabschluss entwickelten Leukoplasten besitzen in zahlreichen Fällen, aber keineswegs immer, die Fähigkeit, am Lichte zu ergrünen. Letztere Erscheinung kommt durchaus nicht allen Organen zu; während die Rhizome verhältnissmässig leicht ergrünen, bleiben die Wurzeln entweder im Lichte farblos oder die Ergrünung lässt doch viel länger auf sich warten als im Rhizom; nur gewisse Luft- und Wasserwurzeln unterscheiden sich in dieser Hinsicht nicht von Stengelorganen. Ich werde über diese Verhältnisse im Kapitel über die Phanerogamen eingehender zurückkommen.

Ausser dem durch Lichtabschluss bedingten Vorkommen der Leukoplasten findet bei den Phanerogamen, wie bereits bei manchen Algen, Leukoplastenbildung in bestimmten Gewebearten statt, ohne dass das Licht damit in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden könnte, so in Eizellen, Pollenkörnern, manchen, aber nicht allen Meristemen, und gewissen fertigen vegetativen Zellen. Es sind das stets Zellarten, die zu bestimmten Functionen ausgerüstet und in Folge dessen wohl zur Assimilation ungeeignet sind. Bei weissen und blass-farbigen Blüthen und Früchten liegt es auf der Hand, dass schon geringe Mengen Chlorophyll störend wirken würden und dementsprechend findet vor der Anthese resp. Fruchtreife eine Entfärbung der Chloroplasten statt. In diesen und ähnlichen Fällen ergrünen die Leukoplasten nicht mehr, nur selten tritt dies doch nachträglich ein, in Folge einer Veränderung in den Functionen des Organs, in welchem sie liegen, z. B. in den Spathen von Spathophyllum cannifolium, welche während der Blüthezeit schön weiss sind und als

Schauapparate dienen, später aber ergrünen und die Function von Laubblättern übernehmen[1]).

Hiermit ist in ihren Hauptzügen die vergleichende Naturgeschichte der Leukoplasten seit ihrem ersten Auftreten als Degradationsproduct bei den Algen bis zu ihrer mächtigen, mit einer wichtigen Rolle verbundenen Entwickelung bei den höheren Gewächsen dargestellt worden und wir dürfen wohl in derselben der Hauptsache nach das Abbild der phylogenetischen Vorgänge erblicken. Ganz ähnlich verhält es sich mit den Chromoplasten. Ebenso wie die Leukoplasten gehen dieselben den einfachsten Algen vollständig ab; ihr Vorkommen in dieser Pflanzenklasse ist überhaupt auf einige wenige Chlorophyceen beschränkt. Die erste Andeutung der Chromoplastenbildung finden wir in den Antherozoen von Volvox und Oedogonium wo die anfangs rein grünen Chloroplasten nach den vorliegenden Angaben eine gelbliche oder röthliche Färbung annehmen; viel typischer ausgebildet kommen sie in den Antheridien der Characeen, sodann ebenfalls in den Antheridien der meisten Moose vor.

Das Vorkommen der Chromoplasten ist also bei den Algen und Moosen an die männlichen Geschlechtszellen gebunden. Bei den Pteridophyten habe ich sie nur in den fleischfarbenen fertilen Sprossen von Equisetum arvense beobachtet. Bei den Phanerogamen werden die Chromoplasten viel lebhafter gefärbt und eine viel häufigere Erscheinung; bei ihnen sind die Chromoplasten in der Regel ebenfalls an die Reproductionsorgane gebunden, jedoch nicht ohne Ausnahmen; die vegetativen Organe vieler Parasiten und Saprophyten und die gelbe Möhre enthalten nämlich Chromoplasten und vorübergehende Chromoplastenbildung findet im Winter in den Blättern gewisser Coniferen statt.

Während in sehr vielen Fällen die Leukoplasten und Chloroplasten weiterer Metamorphosen fähig sind, geht diese Eigenschaft in der Regel den Chromoplasten ganz ab; sie stellen meist einen endlichen, definitiven Zustand dar. Letzteres hängt damit zusammen, dass die Pflanzenorgane, in welchen Chromoplasten auftreten, gewöhnlich recht bald zu Grunde gehen und unter keiner Bedingung

---

1) Ueber diese Pflanze vgl. Johow, Jahrb. des kgl. botan. Gartens zu Berlin, Bd. III p. 57.

neue Bildungsherde erzeugen. Dass jedoch die Umwandlung zu Chromoplasten nicht nothwendig weitere Metamorphosen ausschliesst, zeigt die Möhre, deren orange-gelbe und carminrothe Chromatophoren am Lichte ergrünen, ferner gewisse Coniferen, deren Chloroplasten sich während des Winters zu rothen Chromoplasten umwandeln, die im Frühjahr wiederum zu Chloroplasten werden. Die fertilen Sprosse von Equisetum pratense und sylvaticum wandeln sich bekanntlich, nachdem ihre Sporangien entleert sind, unter Abwerfen der trockenen Aehren, in vegetative Sprosse um; es wäre der Untersuchung werth, festzustellen, ob diese fertilen Sprosse ähnlich wie bei Equ. arvense Chromoplasten enthalten, da wir dann noch ein anderes Beispiel von Umwandlung der letzteren in Chloroplasten haben würden. Ich habe auch einen Fall kennen gelernt, wo die Chromoplasten im Laufe ihrer Entwickelung ihre Farbe vollständig verändern. Bei Tritoma Uvaria nämlich sind in den Blüthenknospen die Chromoplasten vieler Zellen schön rosenroth und werden später, kurz vor dem Oeffnen der Blüthen, rein citronengelb (Taf. III, Fig. 40 u. 41).

Was die biologische Bedeutung der Chromoplasten bei den einfachsten Gewächsen bis zu den Moosen incl. betrifft, so ist uns dieselbe vorläufig noch ganz räthselhaft. Das Auftreten lebhafter, namentlich rother Farben, auch unabhängig von den Chromatophoren, ist im Zusammenhang mit Geschlechtsorganen, eine nicht seltene Erscheinung, auch da wo an eine Bedeutung derselben als Lockfarben nicht zu denken ist; die Chromoplastenbildung ist in den Schwärmern von Oedogonium und Volvox mit dem Auftreten von rothem Oel verbunden, die Perianthblätter der Moosblüthen sind oft lebhaft roth gefärbt; ich erinnere ferner an die rothen Zapfen der Coniferen, an die manchmal lebhafte Färbung der Spelzen und Stamina bei den Gramineen u. s. f. Eine an die Geschlechtstheile mehr oder weniger direct gebundene abweichende Färbung zeigt sich also schon bei einfachen Gewächsen, deren Befruchtung von den Thieren noch unabhängig ist. Die Farben der Blüthen sind demnach nicht erst in Folge des Farbensinns der Thiere entstanden, sondern sind vorher schon da gewesen, und haben erst nachträglich die biologische Bedeutung von Lockfarben erlangt; letztere hat aber eine Zunahme des Glanzes und der Mannigfaltigkeit der Farben durch

natürliche Züchtung zur Folge gehabt. Worin wohl die biologische Bedeutung der Farbe der Geschlechtsorgane bei den Gewächsen, wo dieselbe nicht als Lockmittel dient, besteht, ist vollständig räthselhaft; vielleicht bedürfen gewisse, sich in diesen Organen abspielende, chemische Vorgänge eines Schutzes gegen das Licht, wie es Pick[1]) für den rothen Farbstoff in den Vegetationsorganen der Phanerogamen nachgewiesen; nach Falkenberg's Angaben scheint mir eine solche Bedeutung auch dem rothen Farbstoff von Haematococcus zuzukommen.

Während die Leukoplasten bei den höheren Pflanzen das Prius darstellen, die Chloroplasten sich erst aus denselben entwickeln, so dass die Ontogenie den phylogenetischen Process nicht wiederholt, findet die Chromoplastenbildung stets, auch bei den höheren Pflanzen, erst auf Kosten von Chloro- oder Leukoplasten statt; es sind also die Chromoplasten stets ontogenetische, nicht blos phylogenetische Metamorphosen[2]).

1) Bot. Centralbl. Bd. XVI, S. 281.

2) An dieser Stelle mag nun die in dieser Arbeit gewählte Terminologie einer etwas eingehenderen Erläuterung unterworfen werden. Ich hatte in einer früheren Arbeit (Bot. Zeit. 1883) für die Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper den gemeinsamen Namen Plastiden vorgeschlagen, und zwischen Chloro-, Leuko- und Chromoplastiden unterschieden. Bereits hatte van Tieghem (Traité de Botanique) die Nothwendigkeit einer gemeinsamen Bezeichnung eingesehen und die vielleicht nicht sehr zutreffende von Leuciten gewählt, zu welchen er auch die nicht hierher gehörigen Aleuronkörner rechnet. Von Schmitz wurde der Name Chromatophoren in dieser Ausdehnung zuerst angewandt, und A. Meyer (Chlorophyllkorn, 1883) erfand denjenigen von Trophoplasten mit den Kategorien: Autoplasten, Anaplasten und Chromoplasten. Die in der vorliegenden Arbeit benutzte Terminologie wurde von Strasburger durch Combination der Schmitz'schen und der meinigen, unter Abkürzung der Endigung -plastiden in -plasten gewonnen und in seinem Botanischen Practicum (1884) angewandt; sie scheint mir in der That vor den anderen den Vorzug zu verdienen. Mit der Bezeichnung Chromatophoren ist der höchst charakteristischen Eigenschaft der fraglichen Organe, Pigmente zu erzeugen, Rechnung getragen, während der Name Plastiden, abgesehen davon, dass er in der zoologischen Litteratur, wie ich es früher schon hervorhob, eine andere Bedeutung hat, eigentlich nichtssagend ist; eine weitere Eintheilung nach dem Schmitz'schen Schema lässt sich aber nicht wohl durchführen. Was nun aber die Meyer'sche Terminologie betrifft, so muss ich dieselbe als gänzlich verfehlt bezeichnen. Erstens haben viele Chromatophoren gar keinen Antheil an der Ernährung, so dass der

Der Tod der Chromatophoren kann bereits in Zellen stattfinden, welche sich nachher weiter theilen und an Grösse bedeutend zunehmen; sehr gewöhnlich ist gänzliches Schwinden der Chromato-

---

Name Trophoplasten nicht zutreffend ist. Sodann wandelt derselbe die von mir in beiden ersten Arbeiten für die farblosen Chromatophoren angewandte Bezeichnung Stärkebildner in Anaplasten um, weil in vielen Fällen die „Stärkebildner" keine Stärke erzeugen; ich gebe das zu, und habe deswegen auch meine Terminologie geändert, aber der Name Anaplasten ist ebenso unhaltbar, denn es ist keineswegs nachgewiesen, und sehr unwahrscheinlich, dass die farblosen Chromatophoren je etwas anderes als Stärke erzeugen; stärkefreie „Anaplasten" hätte Meyer consequenterweise etwa Aplasten nennen müssen. Seine Terminologie ist für die Farbkörper ebenso unhaltbar, indem er unter Chromoplasten Lockorgane versteht, während doch bei den Algen und Moosen sowie mehreren Phanerogamen dieselben gar keine derartige Bedeutung besitzen.

Die in dieser Arbeit benutzte Strasburger'sche Terminologie weicht nur äusserlich etwas von der in meiner letzten Arbeit (1883) angewandten und beruht auf morphologischer oder eher phylogenetischer Basis. Leukoplasten und Chromoplasten sind Metamorphosen der Chloroplasten; erstere sind durch gänzliches Verschwinden der Farbstoffe, letztere durch das Ersetzen des Chlorophylls durch andere Pigmente entstanden. Alle farblosen Chromatophoren werden daher, welche ihre Functionen oder Nichtfunctionen auch sein mögen, als Leukoplasten bezeichnet, alle nicht grünen, die phylogenetisch oder ontogenetisch auf grüne sicher zurückzuführen sind, als Chromoplasten. Eine gewisse Schwierigkeit hat mir die Bezeichnung der Chromatophoren in den nicht grünen Algen gemacht. Man konnte einerseits daran denken, dieselben als Chromoplasten zu bezeichnen und in der That wird von zwei Autoren, die sich meiner früheren Terminologie angeschlossen haben, Prantl (Lehrbuch, 5. Aufl.) und Janczewski (Ann. d. sc. nat. 6. sér. T. 16) der Name Chromoplastiden auf die Chromatophoren der nicht grünen Algen ausgedehnt. Dafür würde allerdings der Umstand sprechen, dass nach den bewährtesten Autoritäten (z. B. de Bary) die Rhodophyceen und Phaeophyceen sich von den grünen Algen abgezweigt haben; dann müssen auch ihre Chromatophoren phylogenetisch als Metamorphosen grüner betrachtet werden. Dagegen lässt sich aber einwenden, dass es nicht grüne Algen giebt, deren phylogenetischer Ursprung noch sehr unklar ist, wie die Diatomeen, Chromophyton, Porphyridium u. a., sodann, dass über den Anschluss der Florideen an die grünen Algen die Ansichten immerhin noch getheilt sind. Unter diesen Umständen schien es mir rathsam, den Namen Chromoplasten auf die Chromatophoren der nicht grünen Algen nicht auszudehnen. Andererseits hätte man daran denken können, dieselben als Chloroplasten zu bezeichnen, indem beinahe allgemein angenommen wird, dass sie chlorophyllhaltig sind; letzteres scheint mir aber nicht hinreichend nachgewiesen. Aus diesen Gründen habe ich es vorgezogen, dieselben vorläufig als besondere Categorien unter dem Namen Rhodoplasten und Phaeoplasten zu unterscheiden. Möglicherweise werden spätere Forschungen eine Vereinfachung der Terminologie nach dem einen oder dem anderen der bezeichneten Wege ermöglichen.

phoren in den Spermatozoen resp. Spermatien der Algen, Bryophyten und Farne; nur bei einfachen Algen bleiben in diesen Organen die Chromatophoren bestehen, unter Verblassen oder Umwandlung zu Chromoplasten. In den Pollenkörnern hingegen wird sehr häufig, vielleicht stets, Stärke gebildet, was auf die Anwesenheit von Chromatophoren, jedenfalls Leukoplasten hinweist. In vegetativen Zellen schwinden die Chromatophoren ebenfalls zuweilen lange vor dem Absterben der Zelle, so namentlich in zahlreichen Haargebilden bei den Algen, und wie ich glaube, ebenfalls in manchen Zellen, z. B. in der Epidermis bei Phanerogamen. Die Entscheidung, ob überaus reducirte oder gar keine Chromatophoren vorhanden sind, ist oft überaus schwer, und da dieses Verschwinden für bestimmte Fälle gewiss ist, so ist es ohne grosses Interesse, weitere Untersuchungen über diesen Punkt anzustellen; es steht eben fest, dass Pflanzenzellen nach dem Tod ihrer Chromatophoren weiter leben und sich

---

Der Uebersichtlichkeit halber seien die wichtigeren der bis jetzt benutzten Terminologien übersichtlich zusammengestellt:

	van Tieghem	Schmitz	Schimper (1883)	A. Meyer	Strasburger
Chlorophyllkörner (Chlorophyll Sachs)	Chloroleuciten	Chlorophoren	Chloroplastiden	Autoplasten	Chloroplasten
Stärkebildner (Schimper 1880)	Leuciten	Amylophoren	Leukoplastiden	Anaplasten	Leukoplasten
Farbkörper	Chromoleuciten	....	Chromoplastiden	Chromoplasten	Chromoplast. (Schimper)
id (braune Algen)	....	Phaeophoren od. Melanoph.	....	Autoplasten	Phaeoplasten
id (rothe Algen)	....	Erythrophoren	....	id	Rhodoplasten

Leuciten (van Tieghem).
Chromatophoren (Schmitz, Strasburger).
Farbstoffträger (Klebs).
Plastiden (Schimper 1883).
Trophoplasten (A. Meyer).

Näheres über diese Terminologie auch bei Schmitz, Pringsheims Jahrb., Bd. XV, p. 148.

theilen können. In den meisten Zellen jedoch scheinen die Chromatophoren erst wenige Zeit vor dem Tod der ganzen Zelle resorbirt zu werden. Vor der Resorption erleiden sie zuweilen merkwürdige Gestaltveränderungen, namentlich strecken sie sich in die Länge; diese Degradationserscheinungen kommen z. B. bei gewissen Florideen in auffallender Weise vor. In den meisten Fällen jedoch ist von solchen Gestaltveränderungen nichts zu sehen; das Chromatophor wird einfach resorbirt unter der Bildung von Degradationsproducten, die in der Zelle unverändert verbleiben.

4. Das Chromatophorensystem der Algen[1]).

Von den fünf Unterklassen, in welche die Algen eingetheilt werden können, den Cyanophyceen, Diatomeen, Chlorophyceen, Phaeophyceen und Rhodophyceen, scheinen (?) Chromatophoren der ersten zu fehlen, während sie den Vertretern der übrigen ausnahmslos zukommen. Innerhalb einer jeden dieser Unterklassen variirt die Färbung der Chromatophoren nur wenig, so dass man dieselbe zur Bezeichnung der Unterklassen benutzt hat, obwohl einige Abweichungen immerhin vorhanden sind; solche kommen innerhalb der Unterklasse der Chlorophyceen nur in einigen der niedrigsten Formen vor, wenn wir von Formen, über deren systematische Stellung die Ansichten sehr getheilt sind, absehen; hervorzuheben sind namentlich die Porphyridium-Arten mit rothen Chromatophoren. Innerhalb der Rhodophyceen ist die Färbung etwas mannigfacher; die Bangiaceen sind mehr braun, andere Formen mehr schmutzig grün (Laurencia papillosa, L. obtusa var. gelatinosa, Rissoella verruculosa nach Falkenberg, l. c. p. 171, gewisse Batrachospermum- und Chantransia-Arten nach Schmitz, Chromatoph. p. 3); ja, die Färbung kann innerhalb derselben Art (Gracilaria dura nach Falkenberg), sogar desselben Thallus (Gigartina Teedii nach demselben) variiren. Innerhalb der Phaeophyceen scheint die Farbe ziemlich

1) Litt.: Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, 1882. Da auch die ältere Litteratur. — Klebs, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen. Leipzig 1884. — Schmitz. Pringsh. Jahrb. Bd. XV, Heft 1.

constant zu sein. Bei den Diatomeen erwähnt Pfitzer eine entschieden grüne Form, Gracilaria virescens.

Dem vorher über die Chlorophyceen im Allgemeinen Gesagten will ich hier nichts hinzufügen: zahlreiche Details darüber enthält die Monographie von Schmitz, auf welche verwiesen werden mag. Ueber die Euglenen berichten sehr ausführlich die Arbeiten von Klebs und Schmitz' letzte Publication. Ich werde mich dagegen auf die Rhodophyceen und Phaeophyceen etwas eingehender auszudehnen haben.

Phaeophyceen.

Im Vergleich mit den Chlorophyceen zeichnen sich die Phaeophyceen durch die grosse Einförmigkeit ihrer Chromatophoren aus; dieselben besitzen durchweg einfache, meist mit denjenigen der höheren Gewächse übereinstimmende Gestalten, und erfahren tiefgreifende Veränderungen im Laufe ihrer Entwickelung nicht. Die meisten Chromatophoren sind bei den Phaeophyceen pigmenthaltig, und zwar stets von brauner Farbe; sie können dementsprechend und in Einklang mit dem Namen der ganzen Klasse Phaeoplasten genannt werden. Ihren Gestalten nach sind die Phaeoplasten rundlich scheibenförmig, ausserordentlich häufig in der Mitte eingeschnürt, ohne dass die Einschnürung in allen Fällen zu vollständiger Theilung führe. Etwas abweichend ist die Gestalt der Phaeoplasten von Ectocarpus, welche krumm-stabförmig ist.

Die Chromatophoren der Phaeophyceen erleiden wohl nie eine Umwandlung zu Chromoplasten, wie bei Chara und namentlich so häufig bei höheren Pflanzen, der Fall; dagegen findet nicht selten gänzliche Entfärbung, also Bildung von Leukoplasten statt, und zwar nicht, wie bei den Phanerogamen, in den vom Lichte entfernten Geweben, sondern vielmehr häufig in den am stärksten beleuchteten Elementen. Leukoplasten sind mir bei allen untersuchten Formen, auch den einfach gebauten Ectocarpeen, vorgekommen.

Die von mir untersuchten Phaeophyceen waren theils Zellfäden (Ectocarpus), theils Zellkörper von mannigfacher Gestalt und sehr ungleich hoher Differenzirung (Sphacelarieen, Padina, Asperococcus, Dictyota, Dictyopteris, Cystoseira, Fucus etc.). Entsprechend der grösseren oder geringeren vegetativen Gliederung zeigen die Chro-

matophoren innerhalb einer und derselben Pflanze bald grössere, bald geringere Unterschiede, die jedoch im Vergleich mit denjenigen der Rhodophyceen und der höheren Pflanzen als unbedeutend zu bezeichnen sind.

Die vegetativ einfach gebauten Ectocarpus-Arten bieten uns schon, abgesehen von den geschlechtlichen, zweierlei sehr wohl unterschiedene Zellformen, farbstoffführende und farbstofffreie; aus ersteren sind die Fäden der Hauptsache nach zusammengesetzt, aus farblosen Zellen die haarartigen Endigungen derselben; in diesen letzteren findet man theils Leukoplasten theils überhaupt keine Chromatophoren. Bei allen anderen untersuchten Phaeophyceen bestanden die Vegetationsorgane aus massiven Zellkörpern von sehr verschiedenartiger Gestalt, welche allerlei Haarbildungen erzeugten. Trotz ihrer grossen Mannigfaltigkeit scheinen die Phaeophyceen, mit Ausnahme von Ectocarpus, in Bezug auf ihre Chromatophoren einander alle sehr ähnlich zu sein; überall fand ich in sämmtlichen Zellen, mit Ausnahme gewisser Haarbildungen, Phaeoplasten, auch in den tiefsten Zellen der massiv gebauten Formen; allerdings muss ich es dahin gestellt lassen, ob dasselbe von gewissen besonders mächtig entwickelten Organen, z. B. den Stämmen der antarktischen Laminarien, gilt. Stets zeigte sich aber ein bedeutender Unterschied im Farbstoffgehalt der Chromatophoren ungleicher Zellen, und damit gingen deutliche Unterschiede der Grösse und Gestalt, sowie auch der relativen Anzahl, Hand in Hand. Ueberall enthält die Epidermis zahlreichere, grössere, dunklere Chromatophoren als die inneren Zellen, ähnlich wie bei den höheren Wasserpflanzen, wo ebenfalls, aus begreiflichen Gründen, der Assimilationsapparat der Oberfläche möglichst nahe liegt. Der Unterschied in der Farbe der Chromatophoren der Epidermis und der darunter liegenden Gewebe ist stets ein sehr grosser; in dickeren Thallustheilen sind die Chromatophoren der inneren Zellen sehr spärlich, blass, von mehr kugeliger Gestalt, oft schwer aufzufinden; stets aber, wie gesagt, kommt ihnen eine sichtbare braune Färbung zu.

Das Verhalten der Haarbildungen ist ein sehr verschiedenartiges; manchmal konnte ich in denselben überhaupt keine Chromatophoren auffinden (Sphacelarieen, die zonenartig geordneten Haare von Padina Pavonia, die langen, aber nicht die kurzen Haare von Asperococcus

bullosus); in anderen Haaren glaubte ich farblose Chromatophoren, die durch Entfärbung brauner entstanden waren, noch erkennen zu können, und überhaupt kommen vielen Haarzellen in der Jugend zunächst farbige, später farblos werdende Chromatophoren zu, die schliesslich resorbirt werden; stets aber sind die Leukoplasten schwer zu erkennen, in vielen Fällen ihr Nachweis überhaupt unsicher. Der Besitz von Chromatophoren ist augenscheinlich den meisten Haaren ganz irrelevant, so dass dieselben theils ganz verschwinden, theils sehr reducirt werden.

Ein abweichendes Verhalten zeigen andere Haarbildungen, namentlich solche, die sich an gegen das Licht geschützten Stellen entwickelt haben, so namentlich die Rhizoiden, welche, wenn auch oft blasse, doch, soweit meine Beobachtungen reichen, stets farbige Chromatophoren enthalten.

In den ungeschlechtlichen Reproductionszellen und den Gameten sind stets Phaeoplasten enthalten, und das Gleiche gilt von den Eizellen, wo dieselben sogar meist sehr dunkel gefärbt sind, während die Spermatozoiden derselben ganz entbehren, ebenso wie bei den Chlorophyceen. Beim Geschlechtsact kommt also den Chromatophoren, im Gegensatz zu den Zellkernen, gar keine Bedeutung zu, und es genügt, dass die Eizelle solche enthalte, um der Tochterpflanze den Besitz von Chromatophoren zu sichern.

Die Entwickelung des Chromatophorensystems ist bei den Phaeophyceen ausserordentlich einfach; die ungeschlechtlichen Schwärmsporen, die Zygoten und Oosporen enthalten, wie Schmitz zeigte, Phaeoplasten, aus welchen, ohne irgend welche tiefgreifende Veränderung, die Phaeoplasten der fertigen Pflanze hervorgehen; abweichend nämlich von den meisten höheren Pflanzen sind die Vegetationspunkte der Phaeophyceen wohl stets mit farbigen, wenn auch blassen Chromatophoren versehen; die Färbung der letzteren tritt bei den Sphacelarien (Taf. I, Fig. 3), Padina, Dictyota, Dictyopteris (Taf. I, Fig. 5) etc. sehr deutlich zum Vorschein; der überaus körnige Inhalt der Vegetationspunkte von Cystoseira und Fucus machte mir zwar für diese die Entscheidung nicht möglich, sie schienen mir jedoch ebenfalls farbstoffhaltige, wenn auch sehr blasse, Chromatophoren zu enthalten.

Irgend welche Metamorphose wird demnach von den Chromato-

phoren des Thalluskörpers, von dem Archicarp bis zum definitiven Zustand, nicht durchlaufen; sie erfahren nur unbedeutende Veränderungen ihrer Grösse und Gestalt, sowie ihres Pigmentgehalts. Anders verhält es sich mit den Haaren, wo die Metamorphose der Phaeoplasten zu Leukoplasten sich vielfach abspielt; diese Metamorphose ist mit Grössenabnahme und, bei Ectocarpus, mit starker Streckung verbunden.

Im Folgenden mögen einige Formen etwas näher beschrieben werden.

Ectocarpus (Taf. I, Fig. 13). Die Ectocarpus-Arten bestehen bekanntlich in ihren vegetativen Theilen aus Zellreihen und stellen die einfachsten der bekannten Phaeophyceen dar. Nichtsdestoweniger ist die Differenzirung des Chromatophorensystems bereits beinahe ebenso weit ausgebildet wie bei den höchsten Gliedern der Unterklasse.

Die Phaeoplasten sind stabförmig, meist gekrümmt, abgeflacht, je nach der Art von ungleicher Länge, ohne jedoch je bedeutende Dimensionen zu erreichen; die Länge wechselt übrigens auch schon innerhalb eines und desselben Individuum. Sie liegen im wandständigen Plasma regellos zerstreut, oder, wenn sie länger sind, mit ihrer Längsaxe derjenigen der Zelle parallel. In gewissen Theilen der Fäden, die sich im meristematischen Zustand befinden, sind die Zellen kurz, beinahe tafelförmig, die Chromatophoren ebenfalls sehr kurz, beinahe isodiametrisch. — Manche Aeste gehen an den Enden in lange Haare aus; die Zellen dieser Haare sind ganz farblos und enthalten, wenn der haarig ausgebildete Theil grosse Länge besitzt, gar keine Chromatophoren mehr; in den Uebergangszellen sieht man die Phaeoplasten zuerst spärlicher, dünner und bedeutend blasser werden, während sie sich gleichzeitig in die Länge strecken, merkwürdige gekrümmte Gestalten annehmen und nicht selten vacuolig werden. Die letzten sichtbaren Chromatophoren sind ganz farblos und oft fadenförmig; in den Endzellen der Haare lassen sie sich, wie erwähnt, nicht mehr nachweisen.

Die massiven Sporenfrüchte zeichnen sich durch sehr dunkele Farbe aus, und man kann in denselben die rundlichen Phaeoplasten, trotz der dicht körnigen Beschaffenheit des Zellinhalts, unschwer erkennen. Nach Schmitz [1]) enthalten die Zoosporen leicht kenntliche Phaeoplasten.

Sphacelarieen (Taf. I, Fig. 3 u. 4). Obgleich wesentlich complicirter gebaut als Ectocarpus, zeigen die Sphacelarieen doch nicht eine wesentlich complicirtere Gliederung ihres Chromatophorensystems als diese.

Die Thallusäste sind bekanntlich massiv gebaut und bestehen aus einer Epidermis und einer inneren, mehr oder wenig mächtig entwickelten und nicht weiter differenzirten Gewebemasse. Die Chromatophoren sind scheibenförmig, ähnlich wie bei den höheren Pflanzen gestaltet, in der Epidermis gross, zahlreich und dunkelgefärbt, meist in der Mitte eingeschnürt, in den inneren Zellen etwas kleiner, heller und spärlicher.

1) Chromatoph. p. 120.

Dem Thalluskörper entspringen zahlreiche aus Zellreihen bestehende Haare; nur in ihren unteren Zellen enthalten diese Haare Chromatophoren, die blasser gefärbt und kleiner sind als in den übrigen Theilen der Pflanze; in den oberen Haarzellen sind Chromatophoren nicht nachweisbar.

Aus der Basis des Thallus entspringen zahlreiche Rhizoiden; dieselben sind ganz ähnlich gebaut wie die Aeste und enthalten gefärbte Chromatophoren, die jedoch kleiner und blasser sind als in den eigentlichen Thallusästen.

Die Scheitelzelle ist bekanntlich sehr gross und enthält wohl ausgebildete, wenn auch kleine, gefärbte Chromatophoren bis zum Gipfel; dieselben sind blasser als in den fertigen Geweben, namentlich als in den Epidermiszellen und von etwas mehr grünlichem Farbenton; das Innere der Scheitelzelle ist sehr reich an fettähnlichen Tropfen, welche manchmal das Auffinden der Chromatophoren, namentlich in dem oberen Theil, erschweren. Die Scheitelzellen der Rhizoiden enthalten, ähnlich wie diejenigen der Aeste, gefärbte Chromatophoren, und zwar enthalten diese oft kleine carminrothe Einschlüsse, wodurch sie sehr auffallend werden.

Die verschiedenen untersuchten anderen Gattungen gehörigen Arten verhielten sich im Wesentlichen gleich. Ueber die Reproductionsorgane konnte ich keine Beobachtungen anstellen.

Dictyota dichotoma. Die Chromatophoren sind in der Epidermis sehr zahlreich, rund, scheibenförmig, meist eingeschnürt; im inneren grosszelligen Gewebe sehr spärlich, ebenfalls gefärbt. Sie sind in der Scheitelzelle relativ schwer sichtbar, in Folge der Anhäufung von Fetttropfen; bei guter Beleuchtung sind sie aber auch erkennbar.

Die einzigen Haarbildungen der vegetativen Theile sind die Rhizoiden; dieselben enthalten sehr blasse, wenn auch deutlich gefärbte Phaeoplasten.

Padina Pavonia. Die Chromatophoren sind ziemlich gross, flach, rundlich oder meist eingeschnürt, in sämmtlichen Zellen des Thalluskörpers gleichartig; die meristematischen Randzellen enthalten blassere, etwas kleinere Phaeoplasten.

Die zonenförmig geordneten, ganz farblosen Haare entbehren der Chromatophoren gänzlich, dagegen sind in den haarartigen Rhizoiden einige blassen Phaeoplasten erkennbar.

Diese wenigen Beispiele werden genügen, um eine Vorstellung des Chromatophorensystems der vegetativen Theile der Phaeophyceen zu geben; Reproductionsorgane habe ich wegen der Jahreszeit, in welcher ich meine Beobachtungen anstellte, nicht untersuchen können und muss daher auf die vorher bereits kurz resumirten Angaben Schmitz' hinweisen.

Rhodophyceen.

Die Chromatophoren der Rhodophyceen sind beinahe ebenso mannigfach gestaltet wie diejenigen der Chlorophyceen; während aber bei letzteren der Unterschied innerhalb einer und derselben Pflanze meist überaus gering ist und die grosse Formmannigfaltigkeit mit der specifischen Verschiedenheit, oft allerdings nahe

verwandter Arten zusammenhängt, beruht der Formenreichthum der Chromatophoren bei den Florideen auf ihrer ungleichen Gestaltung innerhalb einer und derselben Pflanze, sogar derselben Zelle, während die Unterschiede von einer Art zur anderen meist nur sehr gering sind; ja, in der Mehrzahl der Florideen, die ich untersuchte, wiederholten sich wesentlich dieselben Gestalten und der nämliche Entwickelungsgang, letzterer mehr oder weniger complicirt, je nach der geringeren oder grösseren Differenzirung des Thallus.

Inmitten der überaus reichen Mannigfaltigkeit der Gestalten der Chromatophoren bei den Florideen kommen besonders häufig langgestreckte, mannigfach gewundene und gezackte Platten oder Bänder zum Vorschein; solche Gestalten habe ich wenigstens in einzelnen Zellen beinahe bei allen von mir untersuchten Arten, dagegen ausserhalb der Florideen kaum wo anders gefunden; sie können als typisch für die Klasse gelten. Diese langen, gezackten Bänder kommen nicht in allen Zellen, sondern in der Regel nur da vor, wo die Chromatophoren nicht gedrängt liegen; ist letzteres der Fall, so sind gewöhnlich die Gestalten mehr isodiametrisch, von einfachem, jedoch manchmal auch gelapptem Umriss. Die nicht gerade häufigen und sehr kleinen Leukoplasten besitzen wesentlich andere, meist einfach kugelige Gestalten; die eben erwähnten bizarren Formen sind also an die Anwesenheit des Pigments gebunden. Auch durch die Gestalt der Zelle wird diejenige der Chromatophoren beeinflusst; letztere sind beinahe stets mehr in die Länge gestreckt in langen als in kurzen Zellen. Die Gestalt wechselt auch in auffallendster Weise mit dem Alter; die merkwürdigen gezackten Bänder so vieler ausgewachsener Zellen entstehen nämlich alle aus rundlich scheibenförmigen Chromatophoren, die zuweilen schon sehr früh complicirte Gestalten annehmen (z. B. Ceramium, Taf. I, Fig. 7 u. 8), oder erst spät eine Formänderung erfahren (z. B. Peysonnellia squamaria, Taf. I, Fig. 9—11). Dieses Wirrsal unregelmässiger, bizarrer Gestalten wiederholt sich, mit Ausnahme der vegetativ einfachst gebauten Formen, bei allen Typen, auch solchen, die im System weit von einander liegen, in ziemlich gleichartiger Weise, so dass man sogar bei sehr ungleichen Formen oft ganz ähnlich gestaltete Chromatophoren findet. Abweichend sind namentlich, wie gesagt, einige einfachen Formen, wie Bornetia secundiflora, mit kurzen stabförmigen

Chromatophoren, sodann die Bangiaceen und Nemalieen mit je einem einzigen sternförmigen Chromatophor in jeder Zelle; an die langen gezackten Bänder des letzteren erinnern übrigens sehr die Gestalten der bandförmigen Chromatophoren höher gegliederter Formen.

Aehnlich wie die Gestalten sind auch die Dimensionen der Chromatophoren schon innerhalb einer und derselben Zelle oft ausserordentlich wechselnd und ihre Schwankungen bedeutend grösser als bei allen anderen mir bekannten Pflanzen.

Die Chromatophoren der Florideen sind beinahe stets farbstoffhaltig und zwar meist von carminrother Farbe, selten andersfarbig. Ich werde sie gemäss der von mir für die Phaeophyceen gewählten Bezeichnung Rhodoplasten nennen.

Die Rhodoplasten der Florideen erleiden, unter normalen Umständen, nie eine Metamorphose zu Chromoplasten; eine Farbenänderung tritt wohl ein unter dem Einfluss zu starken Lichts oder im höheren Alter; solche Fälle sind aber als pathologische zu betrachten; eigentliche Chromoplasten, wie sie bereits bei den grünen Algen auftreten, fehlen den Florideen, ähnlich wie den Phaeophyceen, ganz und gar. Dagegen werden die Rhodoplasten zuweilen durch Verschwinden des Farbstoffs in Leukoplasten umgewandelt, welche wohl kaum zur Stärkebildung in Beziehung stehen und gar keine Function zu verrichten scheinen.

Die Differenzirung des Chromatophorensystems ist von derjenigen der Pflanze abhängig und dementsprechend, bei der grossen Mannigfaltigkeit in der Gliederung des Thallus bei den Rhodophyceen, je nach der Art sehr ungleich.

Die vegetativ einfachst gebauten Florideen bestehen aus einfachen oder verzweigten Zellfäden oder (Porphyra) aus Zellflächen, deren Zellen, wenn wir zunächst von den Geschlechtsorganen absehen, in jeder Hinsicht gleichwerthig sind; die Chromatophoren dieser Pflanzen sind dementsprechend sehr gleichartig; d. h. sie zeigen in verschiedenen Zellen nicht grössere Unterschiede als innerhalb einer und derselben Zelle. Sie sind sämmtlich farbstoffhaltig, also Rhodoplasten.

Bei manchen vegetativ noch einfach gebauten Formen, z. B. gewissen unberindeten, blos aus Zellreihen bestehenden Callitham-

nion-Arten, finden wir ausser den farbigen, einander gleichwerthigen Zellen, die die Aeste der Hauptsache nach zusammensetzen, häufig lange, farblose Zellen als haarartige Fortsätze der sonst farbigen Zweige. Dieser Gliederung in farblose und farbige Zellen entspricht eine Differenzirung des Chromatophoren-Systems in Rhodoplasten und Leukoplasten; letztere sind sehr klein, schwer nachzuweisen, nur mit Hülfe von Reagentien und auf Grund ihrer Entwickelungsgeschichte ihrer Natur nach zu erkennen. In den derbwandigeren Rhizoiden sind die Chromatophoren leichter zu erkennen als in den Haaren, meist wie es scheint, farblos oder vielleicht sehr schwach gefärbt; sie liegen in diesem Falle inmitten grosser Mengen von Florideenstärke.

Sämmtliche Chromatophoren entstehen bei diesen Callithamnion-Arten aus den sehr kleinen, scheibenförmigen, bereits farbigen Chromatophoren der Scheitelzelle, die Rhodoplasten fertiger Zellen durch Grössenzunahme und Gestaltänderungen, die Leukoplasten durch schon ganz in der Nähe des Vegetationspunkts eintretende Entfärbung.

Wesentlich complicirter ist bereits die Gliederung des Chromatophorensystems bei den Ceramium-Arten; hier gesellen sich zu den vier vegetativen Zellelementen der erwähnten Callithamnion-Arten noch zwei hinzu, nämlich kurze, stachelartige Haare, und namentlich die Rindenzellen, die an der Grenze zwischen je zwei Astzellen entstehend, letztere in ähnlicher Weise wie bei Chara, theilweise oder ganz überziehen.

Sowohl die Ast- wie die Rindenzellen enthalten Rhodoplasten, aber von sehr ungleicher Gestalt, was wohl z. Th. mit der ungleichen Grösse und Gestalt der Zellen zusammenhängt; übrigens erreicht die Gestaltmannigfaltigkeit innerhalb einer und derselben Zelle, namentlich in der Rinde, bei Ceramium ihren Gipfelpunkt; bei keiner Pflanzengruppe habe ich einen solchen Formenreichthum, verbunden mit einer solchen Regellosigkeit wiedergefunden. Aehnlich wie bei Callithamnion enthalten die Haarbildungen winzige Leukoplasten, die Rhizoiden kaum sichtbar gefärbte Rhodoplasten. Die Entwickelungsgeschichte ist ebenfalls die gleiche wie bei Callithamnion; bezüglich letzterer und einer ausführlichen Beschreibung der

Chromatophoren von Ceramium sei auf den kleingedruckten Theil verwiesen.

Bei Ceramium wird bereits, wie auch bei vielen Callithamnion-Arten, durch Berindung eine Gliederung in äussere und innere Zellen bedingt; mehr ausgeprägt tritt dieselbe bei Chylocladia auf, und bei Polysiphonia, Laurencia, Phyllophora, den Squamarieen, Corallineen u. s. f. finden wir massige Gewebekörper, welche zwar keine ausgeprägte Differenzirung ihrer Gewebe, aber dennoch einen deutlichen Unterschied zwischen inneren und äusseren Chromatophoren aufweisen. Stets nämlich sind die Chromatophoren viel zahlreicher und bei den grösseren Formen wenigstens bedeutend grösser und lebhafter gefärbt in den äusseren als in den inneren Zellen, ähnlich wie wir es bereits bei den Phaeophyceen gefunden; mit diesem Unterschied sind auch stets Verschiedenheiten der Gestalt verbunden. Ausserdem besitzen auch diese Formen Haare und Rhizoiden, die sich ähnlich verhalten wie bei Callithamnion und Ceramium. Die Entwickelung des Chromatophorensystems bei diesen vegetativ hoch differenzirten Florideen ist mit nicht weniger auffallenden Veränderungen der Gestalt verbunden als bei Ceramium; hier auch sind es im Vegetationspunkte sehr kleine, isodiametrische, soweit meine Beobachtungen reichen stets, wenn auch schwach, gefärbte Chromatophoren, welche allmälig zu den so überaus verschiedenartigen Rhodoplasten und Leukoplasten fertiger Zellen umgewandelt werden, und noch in sehr hohem Alter können tiefgreifende Gestaltsänderungen eintreten.

Aehnlich wie bei den grünen und den braunen Algen entbehren die männlichen Geschlechtszellen der Florideen, die Spermatien, der Chromatophoren gänzlich, während solche den Carposporen natürlich zukommen müssen. Die Chromatophoren des weiblichen Geschlechtsapparats zeigen, nach den Beobachtungen von Schmitz, sehr merkwürdige Verhältnisse, die am besten mit den eigenen Worten des Verfassers reproducirt werden mögen, da ich selber nur wenige, mit den Angaben Schmitz' übereinstimmende, diesbezügliche Beobachtungen gemacht habe: „Ein eigenthümliches Verhalten aber zeigen im Zusammenhang mit der eigenartigen Weise der Fruchtbildung die Florideen. Hier wächst bei einzelnen Arten die befruchtete weibliche Zelle, die Trichogynzelle, selbst zur Frucht aus; bei

anderen tritt sie zuvor mit besonderen Hülfszellen, den sogenannten carpogenen Zellen, in Verbindung und erzeugt dann erst die Frucht, bei anderen endlich überträgt sie einfach die Einwirkung der Befruchtung auf die carpogenen Zellen, die nun ihrerseits zur Frucht auswachsen. In den erstgenannten Fällen nun zeigten mir mehrere genauer untersuchte Arten (Nemalion multifidum, Helminthocladia purpurea) die Chromatophoren im unteren Theil der Trichogynzelle vollständig und deutlich erhalten, ja sogar überall mit einem deutlichen Pyrenoid versehen, während bei Batrachospermum moniliforme die Chromatophoren zwar ebenfalls vorhanden, aber viel schwieriger nachzuweisen waren. In den Fällen der zweiten Art war mir eine bestimmte Entscheidung der Frage, ob geformte Chromatophoren im Innern der Trichogynzelle vorhanden seien oder nicht, bisher noch nicht möglich (z. B. Polyides rotundus); jedenfalls habe ich bis jetzt nirgends gefärbte Chromatophoren gesehen. Von den Fällen des letzten Modus der Fruchtbildung aber muss ich für die genauer untersuchten Beispiele (z. B. Callithamnion corymbosum) das Vorhandensein geformter Chromatophoren im Innern der Trichogynzellen vollständig in Abrede stellen. In den carpogenen Zellen dagegen, die ja in diesen Fällen die eigentliche Rolle der weiblichen Zelle übernehmen und zur Frucht auswachsen, liessen sich stets geformte (wenn auch oft farblose) Chromatophoren nachweisen."

Im Folgenden soll die Gliederung des Chromatophorensystems für einige Spezialfälle etwas näher beschrieben werden.

Die von mir untersuchten Ceramium-Arten zeigten alle wesentlich gleiches Verhalten. Die Sprosse sind bekanntlich differenzirt in lange Internodialzellen und Rindengürtel, welche der Basis der letzteren entspringend, sie theilweise oder zuweilen, jedoch nicht in den mir bekannten Arten, ganz überziehen. Den Rindenzellen entspringen mehr oder weniger stark ausgebildete stachelähnliche Haarbildungen, stellenweise auch lange und sehr zarte einzellige Haare, hier und da auch mehr dickwandige, aus einer Zellreihe bestehende Rhizoiden. Die Chromatophoren der axilen Zellen und der Rinde sind sehr ungleich gestaltet; sie sind in den ersteren schmal bandförmig, gerade oder doch nur wenig wellig hin und her gebogen und durchziehen zum grössten Theile, jedoch nicht alle, die Zelle in ihrer ganzen Länge; die meisten sind wandständig, andere, und diese sind dünn stabförmig bis beinahe fadenförmig, liegen bündelweise in dem dicken Plasmastrang, der in der Axe der meisten Zellen liegt. In den Rindenzellen besitzen die Chromatophoren die mannigfachsten und bizarrsten Gestalten; sie sind alle flach, theils bandförmig und mannigfach gekrümmt, theils unregelmässig gelappt,

alle mit scharfen oder mehr rundlichen Ecken und Fortsätzen versehen. In Bezug auf die Farbe unterscheiden sich die Chromatophoren der Rinde und der axilen Zellreihe nicht, anders verhält es sich mit den Rhizoiden, welche sehr schmale, langgestreckte, blassgefärbte Chromatophoren enthalten, neben welchen Florideenstärke in grosser Menge liegt. Die kurzen stacheligen und die langen zarten einzelligen Haare scheinen beim ersten Blick keine Inhaltsbestandtheile zu führen, welche man als Chromatophoren auffassen könnte; bei der Behandlung mit Gentianaviolett kommen jedoch kleine blasse Körnchen zum Vorschein, die ihrer Entwickelungsgeschichte nach als sehr reducirte Leukoplasten aufzufassen sind.

Diese verschiedenartigen Chromatophoren stammen aus ganz gleichartigen Anfängen; in der Scheitelzelle sieht man leicht die bereits farbigen, aber sehr kleinen Rhodoplasten, aus welchen alle übrigen Chromatophoren der Pflanze stammen. Schon dicht hinter der Scheitelzelle beginnt, wie die Figur (Taf. I, Fig. 7) zeigt, die Bildung der stacheligen Haare; die eben abgegliederte Haarzelle (*h 1*) besitzt farbige Chromatophoren, in dem ganz jungen Haare *h 2* sind letztere schon ganz farblos; die Entfärbung geht also sehr schnell vor sich. Die langen zarten Haare werden etwas später angelegt; das Verhalten ihrer Chromatophoren ist das gleiche wie in den Stacheln.

Was nun die mannigfachen Gestalten der farbigen Chromatophoren der axilen und Rindenzellen betrifft, so kommen dieselben durch ungleichartiges Wachsthum zu Stande, und die Art und Weise, wie dieses geschieht, braucht kaum einer eingehenderen Besprechung. Erwähnenswerth ist jedoch, dass neben dem ungleichmässigen Wachsthum auch nachträgliche Gestaltveränderungen stattfinden können; so fand ich in jungen axilen Zellen die Chromatophoren oft stark gekrümmt oder gelappt, während sie im ausgewachsenen Zustande alle beinahe gerade und unverzweigt waren; nur in sehr niedrig bleibenden Zellen findet man häufig auch im fertigen Zustande gelappte oder sogar mannigfach verzweigte Gestalten. In sehr langen Zellen sind die Chromatophoren viel schmäler, die farblosen Plasmastreifen zwischen ihnen viel breiter als in mehr niedrigen.

In den Zellen der Rinde kommen überhaupt alle denkbaren Formen in buntem Wirrsal durcheinander vor (Taf. I, Fig. 8).

Peyssonnellia squamaria. Die Chromatophoren ausgewachsener, jedoch noch nicht alten Thallustheile sind bei dieser Pflanze rundlich scheibenförmig, also von sehr einfacher Gestalt und ungleich gross; in den kurzen Papillen, welche zwischen den Haaren zahlreich liegen, sowie in den älteren Thalluszellen besitzen dagegen die Chromatophoren langgestreckte, gelappte und gezackte Gestalten, welche an diejenigen der Rindenzellen der Ceramium-Arten erinnern; in den an der Unterseite zahllos liegenden Haaren sind beinahe überall Chromatophoren nachweisbar, die aber durch Gestalt und Farbe von denjenigen des Thalluskörpers abweichen. In der Nähe des Thallusrandes sind die Haare farblos mit Ausnahme ihrer unteren Zellen, welche kleine scheibenförmige Rhodoplasten enthalten; in höheren Zellen werden dieselben durch Streckung, verbunden mit unvollständiger Theilung, zu kettenförmigen Reihen, welche bereits eine bedeutend hellere Färbung als in den Basalzellen besitzen; in noch höheren Zellen sind diese Reihen viel dünner und farblos, von feinkörniger Beschaffenheit, lang und verzweigt, nur durch die Zwischenstufen als Chromatophoren erkennbar; in den höchsten Zellen langer Haare endlich sieht man die dünnen Fäden allmälig verschwinden und schliesslich fehlen sie gänzlich. In der Nähe der Anheftungsstelle

dagegen enthalten die zu Rhizoiden entwickelten viel dickwandigeren Haare sehr schön rothe Rhodoplasten. Beiderlei Haarbildungen sind übrigens mit einander durch allmälige Uebergänge verbunden (Taf. I, Fig. 12).

In den randständigen Initialzellen sind die Chromatophoren in Form blassgefärbter, rundlicher Rhodoplasten leicht erkennbar (Taf. I, Fig. 9).

Laurencia pinnatifida besitzt bekanntlich einen relativ massiven, viel verzweigten Thallus. Der Vegetationspunkt liegt am Grunde einer teller- bis becherartigen Vertiefung und ist von überaus zahlreichen farbstofffreien Haaren überragt, welche schon mit dem blossen Auge als zarte weisse Büschel erkennbar sind. Das Scheitelmeristem enthält kleine, überaus schwach gefärbte, jedoch, wie mir schien, nicht ganz farblose Chromatophoren, die in der Epidermis sehr früh eine lebhafte, bräunlich-rothe Färbung erhalten.

Die Epidermis ist kleinzellig und enthält relativ sehr zahlreiche dunkel gefärbte Rhodoplasten von dünn-scheibenförmiger, vielfach gezackter und verbogener Gestalt, in dem grosszelligen Markparenchym sind die Chromatophoren spärlich, sehr klein und vollständig farblos; zwischen der Epidermis und dem Mark findet man Uebergangsformen. In den reichlich verzweigten Haaren, welche den Vegetationspunkt überragen, konnte ich, auch mit Hülfe von Gentianaviolett, keine Chromatophoren nachweisen, während die Rhodoplasten und Leukoplasten der übrigen Theile der Pflanze den Farbstoff sehr gierig aufnahmen.

Diese drei sehr verschiedenen Typen dürften genügen, um eine Vorstellung von der relativ sehr mannigfachen Ausbildung des Chromatophorensystems bei den Florideen zu geben.

5. Das Chromatophorensystem der Moose.

Bei den Moosen ist beinahe überall das Chromatophorensystem in sehr kleine Stücke, die in Mehrzahl in jeder Zelle liegen, zersplittert, und die Gestalt dieser Stücke ist ähnlich wie bei den höchst entwickelten grünen und braunen Algen die rundlich-scheibenförmige oder, bei gedrängter Lagerung, polygonale.

Eine eigenthümliche Ausnahme dieser Regel bildet die Gruppe der Anthoceroten, deren Chloroplasten meist einzeln in jeder Zelle liegen und eine grosse, in den inneren Zellen gelappte Scheibe darstellen; dieselben gleichen nicht nur hierin sondern noch in ihrem feineren Bau, wie im zweiten Abschnitt dieser Arbeit gezeigt werden soll, den Chloroplasten der Algen, namentlich der Ulva- und der Coleochaete-Arten, vollständig.

Wir fanden bereits bei den Characeen die drei Formen der Chromatophoren; die Chloroplasten der Moose erfahren ebenfalls in gewissen Pflanzentheilen eine Umwandlung theils zu Leukoplasten, theils zu Chromoplasten, und zwar schon bei einfachen Leber-

moosen, z. B. dem schon erwähnten Anthoceros. Ueberall sind bei den Moosen jedoch die Chloroplasten bei weitem vorherrschend. Die Chromoplasten besitzen, obgleich ebenfalls an die Geschlechtstheile gebunden, — sie kommen nur in den Wandzellen der Antheridien vor — jedenfalls nicht die gleiche Bedeutung wie in den Blüthen und Früchten der Angiospermen. Den Leukoplasten kommt eine wichtigere physiologische Rolle selten zu; sie stellen bei den einfachsten Lebermoosen theils blos eine vorübergehende Entwickelungsstufe, nämlich in den Eizellen und den jüngsten Stadien des Sporogonium, theils in den Paraphysen und Rhizoiden einen Degradationszustand dar. Bei den höheren Moosen bilden die Leukoplasten einen, was ihre Zahl betrifft, wesentlicheren Bestandtheil des Chromatophorensystems, ohne jedoch eine wichtigere Rolle zu spielen. Wohl kommen in den Paraphysen vieler Laubmoose stärkebildende Leukoplasten vor; in den unterirdischen Rhizomen jedoch, wo bei gewissen Arten grosse Mengen Stärke angehäuft werden, wird die letztere durch blasse Chloroplasten gebildet, eine Folge des Umstands, dass bei den Moosen die Chlorophyllbildung vom Licht unabhängig ist. Eine Beziehung zwischen der Umwandlung der Chloroplasten zu Leukoplasten und der Beleuchtung, wie sie bei den Phanerogamen so gewöhnlich ist, geht den Moosen vollständig ab, maassgebend sind in dieser Hinsicht nur innere Ursachen.

In den Hauptzügen ist die Entwickelung des Chromatophorensystems bei den Moosen folgende:

Die Spore enthält meist Chloroplasten, seltener sehr früh ergrünende Leukoplasten, welche durch Theilung die Chromatophoren des Protonema erzeugen; der junge Spross, der aus letzterem entsteht, besitzt anfangs nur Chloroplasten; erst auf späteren Entwickelungsstadien werden, durch Entfärbung derselben, in gewissen Zellen Leukoplasten gebildet. In vielen Moosen, vielleicht in der Mehrzahl derselben, bleiben die Chromatophoren der Scheitelzelle chlorophyllhaltig und sind dann bald entweder ebenso dunkel gefärbt wie in ausgewachsenen Zellen (Anthoceros, Aneura), oder mehr oder weniger blass (Plagiochila asplenioides, Atrichum undulatum etc.); in anderen Fällen dagegen sind in der Scheitelzelle Leukoplasten enthalten (Sphagnum). Nehmen wir jetzt als Ausgangspunkt die Scheitelzelle und sehen, welche Veränderungen die Chromatophoren,

die aus derselben stammen, in der Folge erleiden, so zeigt sich natürlich ein bedeutender Unterschied je nach der niedrigeren oder höheren Stufe der vegetativen Gliederung; die thallosen Lebermoose sind vegetativ einfacher gebaut als viele Algen und ihr Chromatophorensystem dementsprechend relativ wenig differenzirt, obgleich beinahe überall Leukoplasten und Chromoplasten neben den Chloroplasten vorkommen; innerhalb aller drei Formen sind aber die Unterschiede nur äusserst gering. Bei den Laubmoosen und bei Marchantia zeigt sich dagegen eine Verschiedenartigkeit in den Elementen des Chromatophorensystems, welche an diejenige der Phanerogamen erinnert, ohne sie jedoch zu erreichen. Die Eizellen enthalten in der Mehrzahl der Fälle Leukoplasten, zuweilen sehr blasse Chloroplasten; erst auf späteren Stadien der Sporogoniumbildung wird die Ergrünung vollständig und die Sporen enthalten stets, wenigstens vorübergehend, lebhaft gefärbte Chloroplasten. Den Mutterzellen der Antherozoen gehen, ähnlich wie bei vielen Algen, die Chromatophoren ganz ab; dieselben werden auf jüngeren Stadien der Antheridiumentwickelung entfärbt und resorbirt.

Die thallosen Lebermoose sind vegetativ weniger hoch gegliedert als viele Algen und dementsprechend ist ihr Chromatophorensystem relativ wenig differenzirt, obgleich Leukoplasten und Chromoplasten beinahe überall vorhanden sind; innerhalb einer jeden der drei Chromatophorenformen jedoch sind die Unterschiede nur sehr gering. Die Chloroplasten sind in Bezug auf Grösse und Farbstoffgehalt einander sehr gleichartig, und zeigen sich, ähnlich wie bei den massiv gebauten Algen, meist grösser in den Epidermiszellen als in den tieferen Geweben (z. B. Anthoceros, Aneura); ausser der Epidermis und gleichartigem Parenchym kommen der ungeschlechtlichen Generation dieser vegetativ einfachsten Lebermoose als vegetative Zellen nur noch Rhizoiden, die ebenfalls zunächst Chloroplasten, die jedoch später entfärbt und wohl schliesslich resorbirt werden, enthalten. Antheridien und Archegonien verhalten sich in Bezug auf ihre Chromatophoren bei einfachen wie hoch gegliederten Moosen im Wesentlichen gleich.

Im Sporogonium von Anthoceros sind in der Epidermis sehr blasse, in den übrigen Zellen wenig von einander verschiedene, dunkler gefärbte Chloroplasten enthalten. Die Sporen von Anthoceros enthalten in der Jugend schön grüne Chromatophoren, die bei der Reife ihren Chlorophyllgehalt beinahe ganz verlieren.

Die foliosen Lebermoose bieten uns auch noch bei vegetativ verhältnissmässig hoch gegliederten Formen, z B. Jungermannia, Plagiochila, sehr einfache Verhältnisse. Die Chloroplasten bilden bei weitem den Hauptbestandtheil des Chromatophorensystems und zeigen sich blos etwas mannigfacher in Bezug auf Grösse und Farbstoffgehalt als bei den thallosen Formen. Die Blätter sind bekanntlich einschichtig, aus ganz gleichartigen Zellen bestehend, und enthalten

dementsprechend auch ganz gleichartige, meist sehr kleine und relativ blasse Chloroplasten; der Stengel ist anatomisch weniger differenzirt als bei den meisten Laubmoosen und enthält in seinen peripherischen Zellen ähnliche Chloroplasten wie in den Blättern; in den tieferen Zellen sind dieselben spärlicher und kleiner. In der Scheitelzelle fand ich stets kleine blasse Chloroplasten.

Eine relativ hoch entwickelte Differenzirung des Chromatophorensystems tritt uns bei der Gattung Marchantia entgegen, obgleich derselben die den meisten Lebermoosen zukommenden Chromoplasten in den Antheridien abgehen; die Antheridienwände enthalten ganz blasse Chloroplasten. Bei Marchantia sind die Chloroplasten nicht wie bei den eigentlich thallösen Formen, hauptsächlich in der Epidermis, sondern namentlich in den verzweigten Zellreihen, die unter derselben liegen und als eigentliche Assimilationszellen zu betrachten sind, entwickelt. Eine eingehendere Schilderung der Unterschiede an Grösse und Farbstoffgehalt der Chromatophoren in den verschiedenen Theilen von Marchantia würde ohne Interesse sein; hervorgehoben sei nur, dass jede wohl charakterisirte Zellart sich auch durch ihre Chromatophoren von den übrigen unterscheidet. Beachtenswerth ist, dass die Zellen, welche die Athemöffnungen umgeben, nicht wie sonst überall die Schliesszellen der Spaltöffnungen gut entwickelte Chloroplasten, sondern vielmehr spärliche und zarte Leukoplasten enthalten. Chromatophoren scheinen bei Marchantia in keiner Zelle, wenigstens in der Jugend, zu fehlen, mit Ausnahme der inneren Zellen der Antheridien. Sie kommen als kleine und blasse Chloroplasten den Oelzellen und den Blattzellen, als zarte, bald verschwindende Leukoplasten den beiderlei Rhizoiden zu.

Bei den Laubmoosen entspricht der höheren Gliederung auch eine mehr ausgebildete Differenzirung des Chromatophorensystems als bei den Lebermoosen, Marchantia vielleicht ausgenommen. Sie verhalten sich einander sehr ähnlich. Die Chromatophoren kommen hauptsächlich zu reichlicher und vollkommener Entwickelung in der einschichtigen Lamina der Blätter; in der Rinde des Stengels und den oberflächlichen Zellen des Blattnerven sind sie meist etwas kleiner und weniger zahlreich; die axilen Faserzellen enthalten spärliche Leukoplasten und solche kommen ebenfalls in den Paraphysen vor, wo sie Stärke erzeugen. In den Rhizoiden und in den unterirdischen Stengelorganen liegen mehr oder weniger blass gefärbte Chloroplasten, und solche kommen in verschiedenartiger Ausbildung sämmtlichen Zellen des Sporogonium zu. Die Scheitelzelle enthielt in den untersuchten Fällen meist blasse Chloroplasten, bei Sphagnum Leukoplasten. Untersucht habe ich hauptsächlich Mnium-Arten und Atrichum undulatum, aber der Vergleich anderer Arten zeigte, dass die Verhältnisse überall im Wesentlichen die gleichen sind. Inwieweit den Antheridien aller Laubmoose Chromoplasten zukommen oder nicht, kann ich nicht angeben; dieselben waren in den von mir untersuchten Fällen (Mnium hornum, Polytrichnum juniperium) auf den oberen Theil der Antheridienwand beschränkt und wenig vollkommen ausgebildet, viel weniger etwa als bei Anthoceros, wo sie eine schöne ziegelrothe Farbe besitzen.

6. Das Chromatophorensystem der Pteridophyten und der Phanerogamen.

Das Chromatophorensystem der Pteridophyten stimmt in den Hauptpunkten mit demjenigen vieler Phanerogamen überein und bedarf daher nicht einer getrennten Behandlung. Hervorgehoben sei nur, dass denselben Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten zukommen, letztere jedoch, soweit meine Beobachtungen reichen, nur in den fertilen Sprossen von Equisetum arvense, welche solchen ihre fleischrothe Farbe verdanken. Die physiologische Bedeutung der Entwickelung von rothem Farbstoff in diesen Chromatophoren steht vielleicht, ähnlich wie in den Vegetationsorganen höherer Pflanzen, mit den Vorgängen der Stärkeumbildung in Zusammenhang. Mit Ausnahme der grünen Wurzeln von Azolla habe ich nur Leukoplasten in den Scheitelzellen gefunden. Die Sporen enthalten zuweilen Chloroplasten (Equisetum, Osmunda, Hymenophyllaceen), meist sehr kleine Leukoplasten. Die geschlechtliche Generation erinnert in Bezug auf die Gliederung ihres Chromatophorensystems an einfache Lebermoose; die Mutterzellen der Antherozoen entbehren der Chromatophoren, die Eizellen waren in den untersuchten Fällen ganz farbstofffrei. Die Chromatophoren der Vegetationsorgane stimmen mit denjenigen der Phanerogamen vollständig überein.

Bei den Phanerogamen erreicht gleichzeitig mit der Gliederung der ganzen Pflanze auch die Differenzirung des Chromatophorensystems ihre höchste Ausbildung; meist nur ganz gleichartige Zellen enthalten gleichartige Chromatophoren und dementsprechend ist die Zahl der Modificationen, welche diese innerhalb einer und derselben Pflanze aufweisen, ausserordentlich gross. Allerdings sind innerhalb einer jeden der drei Chromatophorenformen die Unterschiede nur sehr klein, so dass die Verschiedenartigkeit keineswegs auffallend erscheint; in dieser Hinsicht werden die Phanerogamen vielmehr von gewissen Florideen, namentlich den Ceramium-Arten, weit übertroffen.

Ihrer Gestalt nach sind Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten meist von einander verschieden. Erstere stellen bekanntlich rundliche, oder, bei gedrängter Lagerung, eckige Scheiben dar.

Diese Gestalt finden wir nie oder nur äusserst selten bei den Leukoplasten, welche vielmehr stets kugelig sind, wenn sie nicht durch ihre Einschlüsse gedehnt sind. Die Chromoplasten endlich behalten zuweilen die Gestalt der Chloro- oder Leukoplasten, aus welchen sie entstanden sind, bei; in der grossen Mehrzahl der Fälle jedoch nehmen sie dünn-scheibenförmige, gezackte Gestalten an, über welche ein späteres Kapitel das Nähere enthält.

Innerhalb einer jeden der drei Katerogien schwankt die Grösse und Gestalt, bei den Chloro- und Chromoplasten auch der Farbstoffgehalt innerhalb gewisser Grenzen, so dass, wie gesagt, die Chromatophoren nur ganz gleichartiger Zellen mit einander vollständig übereinstimmen.

Die Vertheilung der Chromatophoren in der Pflanze ist je nach der Art mehr oder weniger verschieden. Diese Unterschiede stehen nicht oder nur selten mit der systematischen Verwandtschaft in Zusammenhang, sondern werden wesentlich durch die äusseren Bedingungen, durch die Lebensweise, bedingt, und können bei einer und derselben Pflanze nach den äusseren Umständen variiren, so z. B. in deutlicher Weise bei amphibischen Gewächsen.

Im Grossen und Ganzen liegen die Chloroplasten in den dem Lichte ausgesetzten Theilen der Vegetationsorgane, also namentlich in den Laubblättern und in der Rinde, theilweise auch in dem Mark des Stengels, in den Luftwurzeln u. s. f., die Leukoplasten in den nicht beleuchteten Geweben, also besonders in den unterirdischen Organen und in den tiefer gelegenen Geweben der oberirdischen, die Chromoplasten in den meisten gelben und vielen rothen Blüthen und Früchten. Nähere Untersuchung zeigt jedoch, dass die eben aufgestellte Regel sehr viele Ausnahmen erleidet, dass die Vertheilung der Chromatophoren bei höheren Pflanzen sehr complicirt und nicht blos von äusseren, sondern auch von inneren Factoren beherrscht ist.

Blätter und krautige Stengel zeigen wesentlich gleiches Verhalten; die Vertheilung der Chromatophoren ist bei ihnen in hohem Maasse von der Umgebung abhängig. Bei Wasserpflanzen ist in den untergetauchten Organen die Epidermis meist am reichsten an Chlorophyllkörnern (Ausnahme: die ganz untergetaucht lebende Lemna trisulca), ähnlich wie wir es auch bei den massiv gebauten

Phaeo- und Rhodophyceen fanden. Bei vielen Schattenpflanzen, namentlich Farnen, ist die Epidermis relativ reich an Chlorophyllkörnern, wird meist jedoch von dem Parenchym in dieser Hinsicht übertroffen. Bei den meisten Landpflanzen, und zwar bei sämmtlichen, die sehr sonnige Standorte bewohnen, enthält die Epidermis, wenigstens an der Oberseite der Blätter, Leukoplasten, Chloroplasten dagegen in den Schliesszellen der Spaltöffnungen; die Unterseite enthält bald ebenfalls Leukoplasten, bald sehr blass-grüne Chloroplasten [1]). Bei den Pflanzen, deren Blätter Wassergewebe enthalten, besitzt das letztere ebenfalls nur Leukoplasten. Die Ursache dieses Verhaltens kann kaum, wie es Stöhr annehmen zu können glaubt, auf die zu starke Beleuchtung der Epidermiszellen zurückgeführt werden, da, wie es Haberlandt bereits auch betont, der Unterschied in der Beleuchtung zwischen der Epidermis und dem darunter befindlichen Parenchym nur gering sein kann und übrigens die Schliesszellen der Spaltöffnungen Chlorophyll enthalten; ich kann vielmehr, mit Haberlandt [2]), das Fehlen der letzteren in der Epidermis nur als eine Folge der Arbeitstheilung, der Anpassung der Zellen an bestimmte Functionen betrachten. Der Assimilationsprozess hat seinen Hauptsitz in einem speciell zu diesem Zwecke angepassten Gewebe, welches bei den Landpflanzen von der Epidermis überzogen wird; die wirksamen Lichtstrahlen und die Kohlensäure, welche durch die Chloroplasten der Epidermis zurückgehalten werden würden, wenn diese chlorophyllhaltig wäre, finden bessere Verwendung in den tiefer gelegenen typischen Assimilationszellen.

Die Epidermis ist bei den Sonnenpflanzen viel typischer ausgebildet, mit viel ausgeprägteren specifischen Functionen versehen als bei den Schattenpflanzen, wo dieselbe zudem zartwandig und daher weniger ungeeignet ist, an der Assimilation mitzuwirken. Submerse Pflanzentheile bedürfen nicht einer Epidermis im physiologischen Sinne, dagegen scheint es für dieselben von Wichtigkeit zu sein, dass ihre Chloroplasten möglichst an der Peripherie liegen, wohl

1) Ueber das Vorkommen von Chloroplasten in der Epidermis vgl. de Bary, Vergl. Anat. p. 70 und Stöhr, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879.

2) Haberlandt, Physiol. Anat. p. 148.

weniger eine Folge der Beleuchtungsverhältnisse, als um den Zutritt der Kohlensäure zu erleichtern.

Die oberirdischen Stengeltheile schliessen sich in Bezug auf die Diffenzirung und. Vertheilung ihrer Chromatophoren den Blättern in vielen Punkten an; sie zeigen ganz ähnliche Unterschiede, je nachdem sie sich im Wasser oder in der Luft, bei stärkerer oder schwächerer Beleuchtung entwickelt haben. Laubähnlich entwickelte Caulome gleichen in dieser Hinsicht Laubblättern vollständig, während in typischen Stengeln die Chloroplasten meist etwas kleiner und weniger zahlreich sind.

Die Laubblätter und die Peripherie des Stengels bilden den Hauptsitz der Chloroplasten; andere Organe enthalten solche nur in geringer Menge oder blos während einer bestimmten Periode ihrer Entwickelung. Chlorophyll tritt bekanntlich in den Blüthentheilen theils vorübergehend, theils dauernd auf; ersteres in den meisten Blumenblättern, letzteres in vielen Kelchblättern, häufig auch im Fruchtknoten. In den Petala und saftigen Früchten pflegt das Chlorophyll vollständig zu schwinden, indem die Chloroplasten in Leukoplasten (weisse, blaue, violette, viele rothe, einige gelbe Blüthen, Schneebeere) oder in Chromoplasten umgewandelt werden; das Schwinden des Chlorophylls ist in diesen Fällen biologisch leicht verständlich. Solches fehlt übrigens nicht allen farbigen Blüthen und saftigen Früchten und kann sogar ziemlich reichlich vorhanden sein, auch, wenn äusserlich gar nichts davon zu merken ist. Fälle der letzteren Art bieten namentlich dunkelblaue und violette Früchte, bei welchen die grüne Farbe durch diejenige des Zellsafts ganz verdeckt wird und in gewissen Fällen wird sogar durch die Combination von Chlorophyll mit rothem oder violettem Zellsaft eine düstere Lockfarbe gewonnen, so in den Blüthen von Calycanthus, Atropa Belladonna, Scopolia Atropoides, bei welchen man den Chloroplasten geradezu die gleiche biologische Bedeutung wie den Chromoplasten zuschreiben kann, indem ähnliche Combinationen von Chromoplasten mit farbigem Zellsaft ebenfalls vorkommen, und die derart erhaltenen Mischfarben jedenfalls als Lockmittel gezüchtet worden sind.

Aus begreiflichen Gründen kommen in Wurzeln unter normalen Umständen nur ausnahmsweise Chloroplasten vor, indem die Chloro-

phyllbildung im Boden nothwendig ausbleibt. Chlorophyllhaltig sind dagegen die meisten, wenn auch nicht alle Luft- und Wasserwurzeln, die sich am Lichte entwickeln. Ganz anders verhalten sich typische Bodenwurzeln, die man künstlich am Lichte sich entwickeln lässt, worüber gleich zurückgekommen sein wird.

Leukoplasten finden wir bei den Phanerogamen:

1. In allen Pflanzentheilen, die sich bei vollständigem Lichtabschluss entwickelt haben (Ausnahme: die Möhre).
2. In vielen dem Lichte ausgesetzten Pflanzentheilen, die mit anderen specifischen Functionen als denjenigen der Assimilation versehen sind.
3. In einigen saprophytischen und parasitischen Gewächsen (Lathraea, Monotropa, Wullschlaegelia) als einzige Chromatophorenart.

Dass das Fehlen des Chlorophylls in unterirdischen Pflanzentheilen eine Folge des Lichtabschlusses sei, ist theilweise nur phylogenetisch zu verstehen; es sind nämlich keineswegs alle im Dunkeln wachsenden Pflanzentheile fähig, bei Lichtzutritt zu ergrünen. Es zeigt sich hierin z. B. ein merkwürdiger Unterschied zwischen Rhizomen und Wurzeln; erstere ergrünen nach meinen Beobachtungen stets und zwar schnell, während in den Wurzeln die Umwandlung der Leukoplasten zu Chloroplasten meist nur in ihrem obersten, dem Stamm zunächst befindlichen Theile stattfindet. Bei einigen Pflanzen findet zwar Ergrünung der ganzen Wurzel statt, dieselbe geht dann aber äusserst langsam vor sich.

Ich habe bei Lichtzutritt Samen von Bohnen, Erbsen, Kürbis, Gartenkresse, Weizen und Mais keimen lassen und erhielt in allen diesen Fällen farblose Wurzeln; nur im oberen Theile der Hauptwurzel befanden sich Chloroplasten, die nach unten in Leukoplasten übergingen, die Seitenwurzeln waren vollständig chlorophyllfrei. Maispflanzen wurden längere Zeit in Wassercultur bei Lichtzutritt erzogen, ohne dass eine Ergrünung des reichlichen Wurzelsystems eingetreten wäre. Ein bemerkenswerthes Verhalten zeigen die Zucker- und Weissrüben, welche morphologisch in ihrem oberen Theil als hypocotyles Glied, in dem unteren als Hauptwurzel aufzufassen sind; in den Rübenfeldern sieht man im Herbst, dass die oberhalb des Bodens sich hoch erhebenden Rüben nur in ihrem obersten

Theile grün sind, während der untere, obgleich noch beträchtlich oberhalb des Bodens befindlich, weiss resp. gelb ist; es war mir auch ganz unmöglich, in Weissrüben Chlorophyllbildung durch Lichtwirkung hervorzurufen. Die Kartoffel zeigt ein anderes Verhalten. Lässt man Knollen an einem feuchten, dem Lichte ausgesetzten Orte liegen, so sind sie meist schon nach einem oder zwei Tagen deutlich, sogar oft dunkelgrün und erzeugen zahlreiche Wurzeln; diese bleiben tagelang farblos, dann tritt, und zwar zunächst an dem der Knolle benachbarten Theile, Ergrünung ein; letztere schreitet acropetal weiter, aber viel weniger schnell als das Wachsthum, so dass die Wurzelenden auf eine Länge von mehreren Centimetern vollständig farblos sind. Es sieht so aus, als trete aus dem Stamm in die Wurzel ein „chlorophyllbildender Stoff", bei der Kartoffel in grösserer, bei den meisten sonstigen Pflanzen in geringerer Menge ein.

Was die ebenfalls meist im Dunkeln befindlichen Meristeme betrifft, so wäre es schwer, dieselben auf ihre Ergrünungsfähigkeit zu prüfen, da sie, von den schützenden Organen befreit, bald zu Grunde gehen. Normal am Lichte befindliche Meristeme sind häufig chlorophyllhaltig, so in den Luftwurzeln der Orchideen, mancher, aber nicht aller Aroideen und in vielen Wasserwurzeln. In anderen Fällen dagegen enthalten sie, obgleich dem Lichte ausgesetzt, nur Leukoplasten, so z. B. in den Luftwurzeln von Cordyline vivipara, Tradescantia Selloi. Die Eizelle enthält stets Leukoplasten, obgleich der Embryo später, bei noch geringerem Lichtzutritt, häufig ergrünt, und manchmal, namentlich bei Torenia asiatica, die Lichtmenge, welche dieselbe erhält, relativ beträchtlich ist. Ebenfalls enthalten die Pollenkörner jedenfalls nur Leukoplasten. Diese Fälle zusammen, mit dem vorher besprochenen Vorkommen von Leukoplasten anstatt Chloroplasten in vielen Epidermen, Blumenblättern u. s. f., mit dem früher schon erwähnten Fall der weissen Spatha von Spathiphyllum, die, nachdem sie ihre Functionen als Schauapparat verrichtet hat, bei ganz gleichbleibenden Beleuchtungsverhältnissen ergrünt, zeigen uns, wie complicirt und mannigfach die Factoren sind, welche das Auftreten der einen oder der anderen Metamorphose bedingen.

Ueber das Vorkommen der Leukoplasten in parasitischen und saprophytischen Pflanzen ist weiter nichts Beachtenswerthes hervor-

zuheben. Ich habe keine Gelegenheit gehabt, Lathraea zu untersuchen; über dieselbe liegen aber Angaben von A. Meyer [1]) vor. Die Leukoplasten von Monotropa sind überall sehr klein und werden in einem späteren Abschnitte des Näheren besprochen werden.

Eine wichtige physiologische Rolle kommt den Leukoplasten in den Meristemen (aber nicht den Urmeristemen) und den stärkehaltigen Reservestoffbehältern, wo sie als Stärkebildner functioniren, zu. In der Epidermis, den Blüthen und Früchten, den stärkefreien Reservestoffbehältern, sind die Leukoplasten ganz functionslos, meist überaus zart und wenig zahlreich; sie stellen degradirte Chromatophoren, ähnlich wie bei den Algen, dar.

Was endlich die Chromoplasten betrifft, so erzeugen dieselben im Allgemeinen Lockfarben, für die bei der Befruchtung und Samenverbreitung betheiligten Thiere und liegen dementsprechend hauptsächlich in Blüthen und beerenartigen Früchten. Schon bei niederen Gewächsen fanden wir, wie vorher des Näheren gezeigt, Chromoplasten in localer Beziehung zu den Reproductionsorganen, für welche sie jedenfalls nicht die gleiche Bedeutung besitzen wie bei den Phanerogamen; bei diesen ist ihrer neu hinzugekommenen biologischen Bedeutung gemäss die Mannigfaltigkeit und der Glanz der Farbe der Chromoplasten bedeutend grösser als bei den Algen und Moosen und ihre Vertheilung steht ebenfalls in deutlichster Weise mit ihrer Function in Zusammenhang. Da sie als Schauorgan ihre Farben möglichst rein und unbehindert zum Vorschein bringen müssen, sind sie in allen Blüthen, im Gegensatz zu den Chloroplasten, hauptsächlich in den Epidermiszellen zahlreich, gross und intensiv gefärbt, in dem darunter liegenden Parenchym stets spärlicher und blasser, zuweilen sogar kaum oder gar nicht gefärbt. Die dunkel-rothe Farbe der Blüthen von Adonis flammea z. B. rührt allein von den Chromoplasten der Epidermis her, da dieselben im darunter liegenden Parenchym blass-gelb und sehr spärlich sind, und ähnlich, wenn auch nicht immer so auffallend, verhalten sich alle anderen Blüthen. Aus dem gleichen Grunde liegen die Chromoplasten in weit offenen Blüthen hauptsächlich auf der Innenseite der Corolle; überhaupt steht ihre Vertheilung in deutlichstem Zusammen-

---

1) Chlorophyllkorn, p. 63.

hange mit ihrer biologischen Bedeutung. Zuweilen besitzen die Chromoplasten in verschiedenen Theilen der Blüthe ungleiche Färbung, so bei Loasa-Arten mit glänzend gelben und schön rothen Chromoplasten, bei gewissen Varietäten von Essholtzia californica mit citrone- und orange-gelben Chromoplasten und in dem schon erwähnten Adonis; bei diesem ist die gelbe Färbung eines Theils der Chromoplasten anscheinend ohne biologische Bedeutung, d. h. ohne Einfluss auf die Oberflächenfärbung der Blüthe, während bei Loasa und Essholtzia die ungleiche Farbe der Chromatophoren Buntfarbigkeit der Blüthentheile verursacht. Dass bei Tritoma Uvaria die Chromoplasten zuerst roth, dann gelb werden, ist bereits vorher schon erwähnt worden; noch in der fertigen Blüthe sind in gewissen Zellen rothe Chromoplasten enthalten. Die ungleiche Färbung innerhalb einer und derselben Blüthe wird jedoch, wenn überhaupt Chromoplasten vorhanden sind, bei weitaus in der Mehrzahl der Fälle, durch verschiedene Combinationen der letzteren mit farbigem Zellsaft bedingt. So kommen die in gelben Blüthen häufigen braunen Flecke und Zeichnungen (z. B. Tropaeolum, Orchideen, Viola tricolor hort. etc.) durch Mitwirkung rothen Zellsafts und gelber Chromatophoren zu Stande. Vereinzelte gelbe Flecke in blauen, violetten oder rothen Blüthen, z. B. an der Basis der Petala von Linum usitatissimum werden in der Regel durch locales Auftreten chromoplastenhaltiger Zellen hervorgebracht. Bei Linum fehlt in diesen Zellen der blaue Zellsaft vollständig, während diejenigen, welche den letzteren führen, nur spärliche, zarte und gänzlich farblose Chromatophoren enthalten.

Die Chromoplasten befinden sich, wo zwei Perigonkreise vorhanden sind, hauptsächlich, manchmal ausschliesslich, in dem inneren; der Unterschied zwischen Kelch und Corolle ist bekanntlich in der Regel grösser bei den Dicotylen als den Monocotylen und auch grösser bei den Blüthen mit farbigem Zellsaft als denjenigen, deren Farbe durch Chromoplasten bedingt ist. Auch die Staubfäden und Narben enthalten zuweilen Chromoplasten. Letztere sind auch nicht immer auf die Blüthentheile beschränkt, sondern können ausserdem in benachbarten Organen auftreten, so z. B. bei vielen Aloë-Arten, wo der obere Theil der blühenden Axe und die Blüthenstiele durch

Chromoplasten roth gefärbt sind, oder auf dieselben beschränkt sein wie in den orange-gelben Bracteen von Strelitzia Reginae.

Ausser in Blüthen kommen Chromoplasten auch in Früchten vor, wo sie ebenfalls nicht an Fruchtorgane im morphologischen Sinne, sondern überhaupt an die fleischige Hülle, welche die Samen umgiebt oder trägt, gebunden sind. Chromoplasten finden wir z. B. in zahlreichen Beeren, in dem Hypanthium von Rosa, in dem angeschwollenen Stiel von Anacardium occidentale, in dem Arillus von Taxus, Evonymus, Myristica etc. Auch in diesen Früchten und und Scheinfrüchten sind die Chromoplasten hauptsächlich in den peripherischen Geweben angehäuft, ohne allerdings die Epidermis zu bevorzugen, und ihre Färbung nimmt nach der Mitte zu ab. Ungleichfarbige Chromoplasten habe ich in Früchten u. a. bei Bryonia dioica beobachtet, wo dieselben in der Epidermis rosen-roth, im Fruchtfleisch orange-gelb gefärbt sind. (Taf. III, Fig. 22.)

Die Chromoplasten sind aber nicht auf Blüthen und Früchte oder biologisch gleichwerthige Bildungen beschränkt, obgleich anderweite Vorkommnisse derselben Ausnahmefälle sind. Besonders merkwürdig ist ihr Auftreten in der cultivirten Möhre, wo sie durch künstliche Zuchtwahl aus den ganz farbstofffreien (?) Chromatophoren der wilden Form entstanden, einen Schauapparat eigener Art darstellen. Vorübergehende Bildung von Chromoplasten finden wir ferner im Winter bei gewissen Coniferen, wo dieselbe jedenfalls nicht mit Schauwirkungen in Zusammenhang gebracht werden kann. Durch reichliche Bildung von Chromoplasten in beinahe sämmtlichen Organen sind gewisse saprophytische und parasitische Gewächse, wo das Chlorophyll entweder ganz fehlt (Orobanchen, Neottia, Voyria) oder auf relativ wenige Zellen beschränkt ist (Cassytha, Cuscuta ?) ausgezeichnet. Ich betrachte die Ansicht Johow's[1]), dass die farbigen Stengel dieser Pflanzen Schauapparate darstellen, als sehr wahrscheinlich; mit Rücksicht auf das Vorkommen von Chromoplasten in den ebenfalls chlorophyllfreien fertilen Sprossen von Equisetum möchte ich jedoch nicht behaupten, dass dem Farbstoff nicht ausserdem noch eine andere Bedeutung zukommt.

---

1) Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Jahrb. des Kgl. bot. Gartens zu Berlin, Bd. III.

Die überaus zahlreichen und mannigfachen Chromatophoren der fertigen Sprosse stammen alle von den Leukoplasten der Eizelle her. In den ersten Stadien der Embryo-Entwickelung bleiben die Zellen, soweit untersucht, stets farblos; es kann jedoch sehr früh Ergrünung eintreten, wie der schon vorher erwähnte Fall von Linum austriacum, wo das Chlorophyll schon in achtzelligen Embryonen sichtbar ist, zeigt. Auch bei manchen Orchideen scheint, nach Pfitzer's Angaben, ähnliches der Fall zu sein. Etwas später, jedoch noch im Ovulum, findet die Ergrünung in sehr zahlreichen Pflanzen statt, so bei den untersuchten Cruciferen, Geraniaceen, Leguminosen, bei Linum, Helianthemum, Hypericum, Tropaeolum, Evonymus und Acer; sie tritt jedoch in sehr vielen Fällen, namentlich solchen, wo der Embryo im Samen schwach entwickelt ist, erst bei der Keimung ein. Frühzeitige Chlorophyllbildung ist oft nur vorübergehend und die grüne Farbe verschwindet bei dem Reifen des Samens vollständig, wie bei Phaseolus, Tropaeolum, oder wird doch sehr blass, wie bei den meisten Papilionaceen und den Cruciferen; schön grüne Chromatophoren enthalten im reifen Samen u. a. die Keime der Geraniaceen.

Die Chlorophyllbildung erstreckt sich, wo sie früh eintritt, zunächst meist auf den ganzen Keim und unterbleibt später in der jungen Wurzel und in der Plumula, deren farblose Chromatophoren dementsprechend wirkliche Metamorphosen von grünen darstellen. Wo die Ergrünung erst spät eintritt, bleiben diese Theile von vornherein farblos.

In den ersten Stadien der Keimung werden die Chromatophoren, wo sie im Samen entfärbt oder überhaupt chlorophyllfrei gewesen waren, bald grün, mit Ausnahme der Wurzel und des Vegetationspunkts des Stammes, welche fortan nur Leukoplasten führen.

Genauer die Vorgänge zu schildern, durch welche aus den Leukoplasten der Vegetationspunkte das complicirte Chromatophorensystem sich entwickelt, würde ohne Interesse sein. Das Nothwendige darüber ist bereits im Anfang dieses Abschnitts dargestellt worden.

II.

Der innere Bau und die Einschlüsse der Chromatophoren.

Die Chromatophoren bestehen im einfachsten Fall aus einem farblosen plasmatischen Körper, welcher jeder sichtbaren inneren Structur und geformter Einschlüsse entbehrt; dieses gilt während bestimmter Perioden ihrer Entwickelung, von der Mehrzahl der Leukoplasten und es giebt sogar Fälle, wo dieselben zeitlebens durchaus homogen und einschlussfrei bleiben.

In der grossen Mehrzahl der Fälle jedoch erzeugt der plasmatische Körper, der mit Pringsheim als Stroma bezeichnet werden soll, in der Mehrzahl der Fälle, in seinem Innern, etwas seltener an seiner Oberfläche, verschiedenartige geformte Stoffe, die theilweise bald, theilweise erst kurz vor dem Tode der Zelle aufgelöst werden oder keine Verwendung mehr finden und in dem todten Zellgerüst mehr oder weniger unverändert verbleiben. Diese Einschlüsse füllen nicht etwa präexistirende Hohlräume aus, wie es in der neueren Litteratur manchmal behauptet wird; solche Räume sind vielmehr vor dem Auftreten der Einschlüsse durchaus nicht sichtbar und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass sie trotzdem doch vorhanden seien. Die vacuolige Structur des Stroma wird vielmehr erst durch die Bildung der Einschlüsse bedingt, ähnlich wie wenn in einer gallertigen Mutterlauge Krystalle entstehen und die umgebende Substanz verdrängen.

Die chemische Beschaffenheit des Stroma ist sehr wenig bekannt; seinen Reactionen nach stimmt es in der Hauptsache mit dem Cytoplasma überein, von welchem es sich durch grössere Dichtigkeit, grössere Anziehungskraft zu den Tinctionsmitteln unterscheidet. Strasburger[1]) bezeichnet das Protoplasma der Chromatophoren als Chromatoplasma und ich werde diesen Namen hier ebenfalls gebrauchen.

Die chemische Natur der Einschlüsse des Stroma ist sehr mannigfaltig. Den ersten Rang nehmen sowohl, was ihre Häufigkeit als auch ihre physiologische Bedeutung betrifft, unter den Produkten

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne etc., 1882, p. 4.

der Thätigkeit des Chromatoplasma Pigmente ein. Diese Pigmente sind sehr verschiedenfarbig und ihrer chemischen Natur nach, sogar wenn sie, wie das Chlorophyll, schon vielfach untersucht worden sind, sehr ungenügend bekannt. Die Farbstoffe der Chromatophoren sind wohl in der Mehrzahl der Fälle in Form kleiner zähflüssiger Tropfen, theilweise vielleicht auch nicht krystallinischer Körnchen, dem Stroma eingelagert; dahingestellt muss bleiben, ob diese Einschlüsse blos aus einem chemischen Körper oder aus einer Mischung mehrerer bestehen. Relativ selten sind die Pigmente krystallisirt.

Ueberaus häufig wird durch das Chromatoplasma Stärke erzeugt, bekanntlich in Form fester, meiner Ansicht nach krystallinischer Körner. Stärke kommt, soweit untersucht, sämmtlichen höheren Pflanzen zu, allerdings in sehr ungleicher Menge. Sie fehlt den Euglenen und einigen wenigen anderen grünen Algen (Vaucheria z. Th., Microspora), den Diatomeen, Phaeophyceen und Rhodophyceen.

Ueberaus häufig wird durch die Chromatophoren ein farbloser, ölartiger Stoff erzeugt, der, seinen Reactionen nach, einigermaassen die Mitte hält zwischen fetten und ätherischen Oelen; die Reactionen dieses Stoffes sind nicht überall ganz genau gleich, immerhin aber ähnlich genug, damit kein Zweifel an der nahen chemischen Zusammengehörigkeit der Oeleinschlüsse bei den verschiedensten Pflanzen bestehen könnte. Ich habe solche Einschlüsse in den alternden Chromatophoren sämmtlicher untersuchten Angiospermen gefunden und zwar in den Chloroplasten und Leukoplasten, selten in den Chromoplasten; sie scheinen bei den Moosen und Farnen, sowie bei den nicht grünen Algen (?) zu fehlen, kommen dagegen den grünen Algen zu.

Als weniger häufige, immerhin aber doch ziemlich verbreitete Einschlüsse sind noch Proteïnkrystalle zu erwähnen; man findet sie bei vielen Algen, bei Anthoceros und bei einer Anzahl Angiospermen.

Als ganz vereinzelte Erscheinungen seien noch glänzende, in Wasser lösliche Tropfen, die in den Leukoplasten der Epidermis gewisser Orchideen vorkommen, farblose, anscheinend krystallinische Körnchen ganz unbekannter Natur in den rothen Chromoplasten gewisser Loasaceen, endlich die von Pringsheim an der Oberfläche

der Chloroplasten von Mesocarpus nachgewiesenen, gerbstoffartig reagirenden Tröpfchen oder Körnchen erwähnt.

Die physiologische Bedeutung dieser verschiedenartigen Einschlüsse ist überaus verschieden. Das Chlorophyll, sowie vielleicht die rothen und braunen Pigmente der nicht grünen Algen, verleihen den Chromatophoren die Fähigkeit zu assimiliren. Ganz anders ist die Bedeutung der Pigmente in den Chromoplasten der Schauorgane bei den Angiospermen, anders wiederum und ganz unbekannt, in den Antheridien der Moose und Charen, in den Blättern gewisser Coniferen während des Winters u. s. f. Wohl bekannt ist die Bedeutung der Stärkebildung für die Ernährung der Pflanze. Die farblosen Oeltropfen stellen mit wenigen, sehr zweifelhaften Ausnahmen, ein Degradationsproduct dar, welches keine weitere Verwendung findet und die Proteïnkrystalle sind Reservestoffe, welche in dem Chromatophor selbst und zwar bei den Algen und den Angiospermen ungleiche, weitere Verwendung finden.

In diesem Abschnitte sollen das Stroma und namentlich seine verschiedenartigen Einschlüsse eine eingehendere Behandlung erfahren, welche sich beinahe nur auf morphologische Fragen erstrecken wird, obgleich physiologische Gesichtspunkte nicht ausgeschlossen werden sollen. Die Stärkekörner werden den Gegenstand einer speciellen Arbeit bilden und sind daher nur nebenbei gelegentlich mitberücksichtigt. Die Assimilationsvorgänge habe ich nicht berührt.

Die Reihenfolge ist nicht eine willkürliche, sondern wurde, wenn auch nicht als die naturgemässeste, doch als die zweckentsprechendste gewählt. Nacheinander werden die Leukoplasten, die Proteïnkrystalle, die Chromoplasten, die Chloroplasten, der Einfluss von Licht und Wärme auf die Entstehung und Zerstörung der Farbstoffe der Chromatophoren, die Oeleinschlüsse, mehr anhangsweise der Theilungsvorgang der Chromatophoren zur Behandlung kommen.

---

1. Die Leukoplasten[1]).

Die Leukoplasten sind in der grossen Mehrzahl der Fälle vollständig kugelige, ganz farblose Gebilde, die manchmal bedeutend stärker lichtbrechend sind als das umgebende Plasma, in anderen Fällen sich optisch nur wenig von demselben unterscheiden. Abweichungen von der Kugelform sind an einschlussfreien Leukoplasten selten; ich fand z. B. etwas gestreckte Gestalten in den Rhizoiden von Chara, fadenförmige in den Haarbildungen von Peysonnellia squamaria. Dagegen werden die Leukoplasten durch die an oder in ihnen wachsenden Produkte des Chromatoplasma mehr oder weniger in ihrer Gestalt modificirt.

Ihre Dimensionen sind stets geringer, meist bedeutend geringer als diejenigen der Chloroplasten der gleichen Pflanze, übrigens, je nach der Gewebeart, zwischen ziemlich weiten Grenzen schwankend.

In den meisten Fällen, wo bei niederen Gewächsen Leukoplasten vorkommen, sind sie äusserst zart, meist sehr klein und schwer zu erkennen, so z. B. in den Haarbildungen von Florideen und Fucaceen, in den Vegetationspunkten und den Eizellen der Characeen u. s. f. Die höheren Pflanzen verhalten sich in dieser Hinsicht sehr ungleich. Die grössten und am stärksten lichtbrechenden Leukoplasten kommen bei Monocotylen vor (Blattepidermis vieler Orchideen, Colchicum-Arten, Commelyneen, Rhizom von Canna, Iris etc.), während die Dicotylen, soweit meine Beobachtungen reichen, durchweg zarte und meist sehr kleine Leukoplasten besitzen; durchgreifend ist dieser Unterschied durchaus nicht, indem z. B. die Liliaceen, manche Arum-Arten, Gramineen, Cyperaceen u. a. ganz ähnliche Leukoplasten wie die Dicotylen besitzen.

In der grossen Mehrzahl der Fälle sind die Leukoplasten äusserst zart und vergänglich und nur in ganz unversehrten Zellen, da auch nicht immer, erkennbar; in schwierigen Fällen kann man mit Här-

1) Litt.: Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot., Bd. I, S. 149, III, S. 109. — Crüger, Bot. Zeit. 1854, p. 41. — Trécul, Ann. d. sc. nat., 4. s., Bd. X. — Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper, Diss. 1880. — A. F. W. Schimper, Bot. Zeit. 1880, 1881, 1883. — Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Bonn 1882. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1881; Derselbe, Das Chlorophyllkorn, Leipzig 1883. — Strasburger, Botan. Practicum, p. 47, 52, 61, 68, 88.

tungs- und Tinktionsmitteln sich helfen, obgleich dieselben bei weitem nicht so gute Dienste leisten wie etwa bei der Untersuchung des Zellkerns; stets werden durch die Härtung mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen hervorgerufen und dieselbe ist daher nur zur Lösung der Frage, ob Leukoplasten vorhanden sind oder nicht, anwendbar, übrigens auch durchaus nicht in allen Fällen. Das beste Härtungsmittel für Leukoplasten ist Jodwasser, welches jedoch oft eine sehr bedeutende Trübung des Zellinhalts bedingt; Pikrinsäure und Alkohol, letzterer nur nach längerer Einwirkung, leisten zuweilen gute Dienste. Nach der Härtung ist die Anwendung von Tinction unbedingt nothwendig und dazu empfiehlt sich namentlich Gentiana-Violett, das in überaus verdünnter Lösung verwendet werden muss, da dasselbe leicht auch von dem Cytoplasma aufgenommen wird.

Ueber die chemischen Eigenschaften der Leukoplasten besitzen wir eine Untersuchung von Zacharias [1]), welche sich jedoch nur auf die Blattepidermis von Orchis und Tradescantia erstreckt; nach dem genannten Autor sind sie besonders reich an Eiweiss, während im Cytoplasma Plastin vorherrschend ist.

In der Mehrzahl der Fälle bilden die Leukoplasten Stärkekörner, entweder inwendig, oder, und zwar häufiger, an ihrer Oberfläche, wobei aber, wie aus den Wachsthumsverhältnissen hervorgeht, die Stärkekörner nur von dem Leukoplasten ernährt werden. Von alternden, selten auch von jugendlichen Leukoplasten werden Oeltropfen gebildet; auch Proteïnkrystalle wachsen bei den Angiospermen manchmal in oder an Leukoplasten.

Der erste, der etwas von den Leukoplasten gesehen hat, ist Nägeli (1846), der bei Caulerpa farblose, mit Stärke gefüllte „Brutbläschen“ beschreibt. Später (1854) giebt Crüger in einem seiner Westindischen Fragmente an, dass die Stärkekörner stets von dem Protoplasma resp. dem Chlorophyll durch eine Schicht getrennt sind, die sich mit Jod nicht blau, sondern gelb färbt, und seiner Meinung nach aus einer in die Umwandlung zu Stärke begriffenen Substanz, „Uebergangsubstanz“, besteht. Zum Theil ist nach seinen Bildern die Uebergangssubstanz unzweifelhaft mit den Leukoplasten identisch,

1) Bot. Zeit. 1883, p. 209.

meist hat er, wie aus seiner Angabe, dass die Uebergangssubstanz zwischen Stärke und Chlorophyll vorkommt, sowie aus dem beschriebenen Verhalten gegen Jod und der Unslöslichkeit in Wasser hervorgeht, die äusserste Schicht des Stärkekorns als solche betrachtet. Die wichtigsten seiner diesbezüglichen Angaben sind folgende: „Betrachtet man nun Zellen von einer der obengenannten Pflanzen mit Stärkemehl, welches eben über der niedrigsten Entwickelungsstufe steht, so findet man, dass diese äusserste Schicht des Stärkemehlkorns sich nicht blau färbt, dass sie aber auch nicht so schnell und dunkel braun oder gelb wird als das Protoplasma und das Chlorophyll. Nicht alle Körner von jungem Stärkemehl besitzen diese Schicht von derselben Dicke, die einen haben sie stärker, die anderen schwächer entwickelt, sie ist bei vielen so schwach, dass man sie nur mit Mühe sieht und von den Linien unterscheidet, die durch Lichtbrechung am Rande des Stärkemehlkorns hervorgebracht werden, was namentlich wohl verhindert hat, sie bei Stärkemehlarten, wo sich die Schichten ziemlich gleichförmig auf allen Seiten anlegen, früher zu bemerken. Man muss sie an Pflanzen studiren, wo starke und excentrische Schichten von Stärkemehl vorkommen.“

„Ich halte diese Schicht, die, wie gesagt, schwer zu sehen ist, aber immer da ist, wo man ernstlich darnach sucht, für eine Substanz, die im Begriffe ist, Stärkemehl zu bilden, der aber noch die Eigenschaft abgeht, sich mit Jod zu bläuen, und welche ausserdem (vielleicht) noch Stickstoff oder Proteïnsubstanz enthält. Folgende Gründe bestimmen mich noch, diese Ansicht anzunehmen. Wenn man junges Stärkemehl mit Jod behandelt, so färbt es sich lange nicht so schnell und rein blau, und kleine Körner, die ohne das Reaktiv nicht optisch vom Stärkemehl zu unterscheiden sind, färben sich nur gelb oder bleiben ungefärbt. Es ist bekannt, dass Stärkemehl sich mit Milton's Reactiv röthlich färbt.“

. . . .

„Was ist nun diese Uebergangssubstanz? Ist sie Inulin? Die wenige Uebeinstimmung der Resultate der Analysen scheint zu beweisen, dass Inulin selbst eine complexe Substanz ist; enthält es wirklich keinen Stickstoff? Gummi scheint die Uebergangssubstanz auch nicht zu sein, denn ich sehe nicht, dass sie sich in Wasser löst, selbst nach längerem Liegen. Enthält sie Stickstoff in chemischer

Verbindung oder nur eine Proteïnsubstanz als Gemenge? Das sind die interessanten Fragen, die sich hierbei aufdrängen und die vielleicht sobald nicht werden beantwortet werden."

Daran knüpft sich eine gute Beschreibung der Entwickelung der zusammengesetzten Stärkekörner bei Batatas edulis. — Die excentrische Lage des Kerns in vielen Fällen wird mit Unrecht von Crüger darauf zurückgeführt, dass letztere mit einem Ende an dem wandständigen Protoplasma befestigt sind, im Uebrigen in den Zellsaft hineinragen; die Uebergangssubstanz aber, also auch die Stärke, wird seiner Meinung nach nur durch das Protoplasma erzeugt.

Wie eben hervorgehoben, hat Crüger als Uebergangssubstanz bald die Leukoplasten, bald die zuletzt gebildete Schicht der Stärkekörner gehalten, und hat die Natur und physiologische Bedeutung der Leukoplasten nicht erkannt. Immerhin ist es sehr beachtenswerth, dass er mit den damaligen Hülfsmitteln überhaupt so weit zu kommen im Stande gewesen ist, und seine Vorstellungen nähern sich jedenfalls dem wirklichen Sachverhalt bedeutend mehr als diejenigen, welche bald nachher, unter beinahe gänzlicher Nichtbeachtung der seinigen, entwickelt wurden und sich während langer Zeit allgemeiner Zustimmung erfreuten.

Wie aus seinen Abbildungen hervorgeht, hat auch Trécul die Leukoplasten gesehen, und zwar in dem Endosperm der Caryophylleen und Chenopodeen; er hält sie für blosse Wucherungen (proéminences, végétations) des wandständigen Protoplasma.

Ich zeigte 1880 in einer Arbeit „Ueber die Entstehung der Stärkekörner" [1]), dass diese in farblosen Geweben stets durch besondere Organe, die „Stärkebildner", erzeugt und ernährt werden, und dass diese Stärkebildner den Chlorophyllkörnern homolog sind und sich in solche verwandeln können. Ungefähr gleichzeitig hatte für einige Fälle Dehnecke [2]) die Bildung von Stärkekörnern in Etiolinkörnern nachgewiesen.

---

1) Bot. Zeit. No. 52.

2) Dehnecke's Dissertation (s. o.) erschien kurze Zeit vor meiner Arbeit.

2. Ueber die Proteïnkrystalle der Chromatophoren.

§ 1. Das Vorkommen von Proteïnkrystallen in den Chromatophoren der Phanerogamen [1]).

Die Chromatophoren einer Anzahl angiospermer Gewächse bilden Proteïnkrystalle, die bald dem Stroma eingeschlossen bleiben, bald aus demselben hervorragen oder ihm von Anfang an äusserlich befestigt sind. Eine sichere Bestimmung des Systems dieser Krystalle ist in Folge ihrer Kleinheit und meist wenig regelmässiger Ausbildung nicht möglich. Jedenfalls aber kann man zwei wohl charakterisirte Hauptformen unterscheiden, nämlich:

1. Kleine, ungefähr isodiametrische oder tafelförmige Krystalle, welche bald die Gestalt eines Würfels, bald diejenige eines nach einer Fläche abgeplatteten Oktaëders besitzen. Möglicherweise gehören sie dem regulären System an. Sind sind einfachbrechend, was zwar mit letzterer Annahme in Einklang steht, aber kaum als ein Beweis für dieselbe betrachtet werden kann, da alle bisher untersuchten anisotropen Proteïnkrystalle so überaus schwach doppelbrechend sind, dass sie nur bei bedeutender Grösse sichtbare Interferenzerscheinungen hervorrufen.

2. Prismatische Krystalle mit gerundeten oder häufiger zugespitzten Enden, von stabförmiger, schmal spindelförmiger oder nadelförmiger Gestalt, von sehr verschiedener Länge und Dicke. Gut ausgebildete Polwinkel habe ich nur einmal, bei Cerinthe glabra, beobachtet. Die grössten dieser Krystalle zeigen eine überaus schwache Doppelbrechung mit parallelen Auslöschungen.

---

1) Litt.: A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Zeit. 1880. — Ders., Botan. Centralbl., Bd. XII, p. 177. — Ders., Bot. Zeit. 1883, Sp. 130 u. 809 ff. — A. Meyer, Bot. Centralbl., Bd. XII, No. 48. — Ders., Das Chlorophyllkorn etc., 1883, p. 36 u. f. (Phajus, Acanthephippium und Canna; die Angaben des Verf. über Phajus sind im Wesentlichen richtig, diejenigen über Canna dagegen verfehlt, auch die Fig. Ich habe in der Botan. Zeit. 1883 Sp. 809 ff. bereits die Ansichten Meyer's über das Wachsthum der Stärkekörner bei Canna besprochen und werde nicht darüber zurückkommen). — Ders., Bot. Zeit. 1883, Sp. 489 ff. — Möglicherweise gehören die von Warming im Embryosack der Cycadeen beobachteten farblosen spindelförmigen Krystalle hierher (K. D. Vidensk. Forhandlingar 1877).

Die Reactionen dieser Krystalle sind nicht ganz übereinstimmend; alle, mit Ausnahme derjenigen von Canna, quellen stark auf und lösen sich in Wasser; alle werden durch absoluten Alkohol, wenn auch langsam, in wenig veränderter Form gehärtet und durch 50 pCt. Pikrin-Alkohol etwas kleiner und stark glänzend. Ihr Verhalten gegen sonstige Reagentien und gegen Tinctionsmittel zeigen, dass sie aus Proteïnstoffen im weitesten Sinne bestehen. Sie stimmen in ihren Reactionen mit keinem der bisher im Cytoplasma, in Aleuronkörnern und im Zellkern aufgefundenen Krystalloïden überein.

Proteïnkrystalle werden von den Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten, namentlich von den beiden letzteren Chromatophoren-Arten, erzeugt. Meist sind sie auf bestimmte Pflanzentheile beschränkt, z. B. auf die Laubblätter bei einigen Orchideen, auf das Perigon, u. a. bei Chrysanthemum phoeniceum, auf die Frucht wie bei Arum italicum und Lonicera-Arten. Auch kommen sie meist nicht in sämmtlichen Gewebearten vor, sondern sind sehr häufig auf die Epidermis beschränkt. Sie bevorzugen überhaupt Chromatophoren, die sich in einem anscheinend inactiven Zustande befinden, d. h. weder assimiliren noch Stärke erzeugen. Seltener befinden sie sich gleichzeitig in mehreren Organen und verschiedenen Gewebearten, wie bei Phajus und Canna.

Die Proteïnkrystalle gehören nicht zu den gewöhnlichsten Einschlüssen der Chromatophoren. Sie kommen zwar bei verschiedenen Familien vor, meist aber nur bei einer Art oder höchstens einer Gattung. In zwei Familien jedoch sind sie eine ganz gewöhnliche Erscheinung, nämlich bei den Orchideen, wo ich sie in dem einen oder anderen Organ mindestens der Hälfte der untersuchten Formen fand, sodann bei den Boragineen, wo sie in der Epidermis aller untersuchten Arten nachgewiesen werden konnten. Sie kommen auch bei verschiedenen Scitamineen (incl. Cannaceen und Zingiberaceen) und Colchicaceen vor. In allen diesen Fällen, mit Ausnahme einiger wenigen Scitamineen, sind nur die prismatischen Krystalle vorhanden.

Die prismatischen Krystalle werden, soweit meine Untersuchungen reichen, stets nur in Einzahl von den Chromatophoren gebildet; zwar habe ich einmal bei Phajus einen Chloroplasten mit zwei

Krystallen gesehen, ich glaube jedoch, dass in diesem Falle eine Verwachsung zweier Chromatophoren vorlag. Sie sind entweder äusserlich an dem Chromatophor befestigt oder von demselben wenigstens stellenweise rings umgeben; die Entscheidung dieses Punktes ist oft sehr schwer. Die grösseren derselben überragen oft um ein Bedeutendes das Stroma des Chromatophors, welches nur ein längliches oder rundliches Anhängsel des Krystalls darstellt; in anderen Fällen jedoch, und zwar beinahe ausnahmslos in den Chloroplasten, ist der Krystall seiner ganzen Länge nach von dem Stroma überzogen.

Ich habe prismatische Proteïnkrystalle bisher in den Chromatophoren folgender Pflanzen gefunden:

Monocotylen. Arum italicum (Chromopl. der Epidermis der Frucht); Yucca filamentosa (Leukoplasten der Blattepidermis). Orchideen: Phajus grandifolius (Wurzel, Knolle, Epid. des Blattes; Leukopl. und Chloropl., Taf. III, Fig. 1—6), Maxillaria triangularis (Chromopl. der Epidermis und subepid. Schicht des Perigons, aber nicht in allen Zellen, Taf. III, Fig. 7—8), Lycaste aromatica (id), Lycaste sp. (in den Chloropl., Leukopl. und Chromopl. des Blüthenstiels und des Perigons), Neottia nidus-avis (Taf. III, Fig. 15—17 Leukopl. und Chromopl. des Stengels und der Blüthe), Orchis maculata (Leukopl. der Blattepidermis), Epipactis palustris (id), Cephalanthera pallens (Chloropl. des Stengels), Goodyera pubescens (Leukopl. der Epidermis und theilweise Chloropl. des Mesophylls, Taf. III, Fig. 12—13), Cypripedium spectabile (Leukopl. der Blattepidermis). — Canna (Leukopl. und Chloropl. des Rhizoms, aber nicht überall; Chromopl. der Blüthe stellenweise, Taf. II, Fig. 1—6), Zingiber officinale (Leukopl. und Chloropl. des Rhizoms, Taf. II, Fig. 18—25), Curcuma Zedoaria (id), Hemerocallis fulva (Chromopl. der Blüthe), Colchicum autumnale (Leukopl. der Blattepidermis), Bulbocodium vernum (Epid. der Blüthe, Parenchym theilweise). — **Dicotylen.** Boragineen (Leukopl. und Chloropl. der Epidermis von Stengel und Blatt, Taf. III, Fig. 10—11), Lychnis dioica (Leukopl. des Endosperms, theilweise), Ranunculus Steveni (Chromopl. der Epid. der Blüthe), Chrysanthemum phoeniceum (Chromopl. der

Blüthe, Taf. III, Fig. 18—19), Lonicera tatarica (Chrom. der Frucht), L. xylosteum (id).

Oktaëdrische (resp. würfelförmige) Krystalle habe ich mit Sicherheit nur im Rhizom von Canna und in den Chromoplasten der Bracteen von Strelitzia Regina gefunden.

Zu den grössten und schönsten der durch Chromatophoren gebildeten Proteïnkrystalle gehören diejenigen einiger Orchideen, namentlich von Phajus grandifolius, welche früher bereits von mir und A. Meyer beschrieben worden sind. Sie sind stabförmig, an den Enden gerundet, oder, und zwar namentlich in der Wurzel, zugespitzt; im letzteren Falle ist die Gestalt kleiner Krystalle mehr oder weniger regelmässig spindelförmig. Ihre Dimensionen sind sehr wechselnd, in derselben Zelle aber ungefähr gleich. Sie besitzen einen matten Glanz, überaus schwache Doppelbrechung. Eine Bestimmung des Krystallsystems ist wegen der unvollkommenen Ausbildung unmöglich.

Krystalle werden sowohl von Leukoplasten wie von Chloroplasten erzeugt und befinden sich in vielen, wenn auch nicht allen chromatophorenhaltigen Zellen. Sie sind in der Wurzel und in der Knolle überall vorhanden und ich konnte sie ausserdem, wenn auch in wenig guter Ausbildung, in der Epidermis ausgewachsener Blätter erkennen. Arthur Meyer hat sie im Mesophyll junger Blätter und in Perigonblättern gesehen.

Zur Untersuchung sehr geeignet ist namentlich die Wurzel. In der Nähe des Scheitels sowie in den äusseren Rindenzellen der ausgewachsenen Theile sind die Leukoplasten stärkefrei, um den Zellkern angehäuft (Taf. III, Fig. 4). Die Krystalle sind relativ klein, an den Enden zugespitzt, mehr oder weniger regelmässig spindelförmig, oft mit einer äusserst zarten Protuberanz, dem Stroma, versehen, letzteres ist allerdings im frischen Zustande oft schwer nachweisbar. In anderen, tiefer gelegenen Zellen, tragen die Leukoplasten kleine Stärkekörner, welche dem Stroma, nicht unmittelbar dem Krystall, aufsitzen, und anscheinend frei in das Zellplasma hineinragen. In den älteren Wurzelzellen sind die Stärkekörner grösser, flach-dreieckig oder keilförmig, von sehr excentrischem Bau, mit ihrer breiten Basis dem Leukoplasten befestigt. Auf diesem Zustande sind die Krystalle auf der Seite des wachsenden Stärkekorns ganz vom Stroma überzogen.

Wie ich in früheren Arbeiten schon dargestellt, wird der Bau der Stärkekörner durch ihre Entstehungsweise bedingt; bei Phajus würde man schon a priori aus dem stark excentrischen Bau und der flach-dreieckigen Gestalt des Stärkekorns den Schluss ziehen müssen, dass dasselbe an (nicht in) einem langgestreckten Chromatophor gewachsen ist, und nach meinen bisherigen Beobachtungen beruht bei den höheren Pflanzen diese Gestalt der Chromatophoren beinahe stets auf dem Vorhandensein eines Proteïnkrystalls. Ich werde nachher noch andere Belege dafür bringen.

Nicht selten gelangen einzelne Wurzeltheile an das Licht und erzeugen dann Chlorophyll; die Umwandlung der Leukoplasten zu Chloroplasten ist, wie bei allen ähnlichen Fällen, mit einer bedeutenden Grössenzunahme des Stroma und partieller oder totaler Auflösung des Stärkekorns verbunden; der Krystall

bleibt dabei, wie es A. Meyer meinen früheren Angaben gegenüber richtig angiebt, unverändert (Taf. III, Fig. 5).

Die Krystalle sind in der jungen weissen Knolle viel grösser als in der Wurzel und meist mit gerundeten Enden versehen; im Uebrigen stimmen die Leukoplasten mit denjenigen der Wurzel überein. In der grünen Knolle sind die Chromatophoren der Epidermis beinahe farblos: ihr nur schwach oder kaum merklich grün gefärbtes Stroma überzieht als dünne Schicht einen grossen, stabförmigen Krystall. Dieses Stroma ist oft an einem oder an zwei bis drei Punkten etwas stärker entwickelt und enthält glänzende Tröpfchen einer ölartigen Substanz, über welche ich später zurückkommen werde, und die der jungen weissen Knolle fehlt. Die Parenchymzellen der grünen Knolle enthalten alle Chloroplasten, die in den äusseren Schichten rund-scheibenförmig sind und den nicht sehr grossen Krystall meist vollständig umhüllen. In den tiefer gelegenen Zellen ist der Krystall bedeutend grösser und beeinflusst in hohem Grade die Gestalt des Stroma; letzteres ist nämlich gestreckt, meist unregelmässig, oft bisquitförmig, indem seine Enden mehr oder weniger stark verdickt sind (Taf. III, Fig. 1—3).

Zuweilen ist die Mitte des Krystalls ganz entblösst, in Folge einer Theilung des Chloroplasten, bei welcher beide Stücke sich nach den Enden zurückgezogen haben. Nur einmal habe ich, wie schon erwähnt, einen Chloroplasten mit zwei Krystallen, nie einen solchen ohne Krystall gesehen. Den riesenhaften Chloroplasten von Phajus sind in den tieferen Zellschichten Stärkekörner befestigt, die alle mir bekannten an Grösse übertreffen, und deren Gestalt in ähnlicher Weise oder noch mehr als in der Wurzel das Gepräge ihrer Entstehungsweise trägt. Diese Stärkekörner sind in der grünen Knolle alle stark corrodirt, wie in allen Fällen, wo stärkehaltige Leukoplasten in Chloroplasten umgewandelt werden; auch die stärkefreien Chloroplasten der Aussenwände sind aus Leukoplasten entstanden, die kleine Stärkekörner trugen; diese sind bei dem Uebergang zu Chloroplasten vollständig aufgelöst worden (Taf. III, Fig. 2—3).

Ausser bei Phajus kommen, wie erwähnt, Proteïnkrystalle den Chromatophoren noch anderer Orchideen zu. Unter den einheimischen Formen, die ich übrigens nur zum kleinen Theile auf Proteïnkrystalle untersucht habe, kann ich folgende Fälle erwähnen: Orchis maculata und Epipactis palustris mit kleinen stabförmigen Krystallen an den grossen Leukoplasten der Blattepidermis; Cephalanthera pallens mit kleinen und überaus quellbaren Stäbchen an den Chloroplasten des Stengelparenchyms; zarte und lange Nadeln in den Leukoplasten und Chromoplasten von Neottia nidus-avis (Taf. III, Fig. 15—17); über letztere Pflanze werde ich im folgenden Kapitel zurückzukommen haben.

Einen schönen Fall bietet Goodyera pubescens (Taf. III, Fig. 12—13). Jeder der grossen Leukoplasten der Blattepidermis ist an einem nadelförmigen, in der Mitte etwas verdickten Krystall befestigt. Diese Leukoplasten erzeugen keine Stärke, enthalten aber oft einen winzigen Einschluss, deren Natur ich nicht feststellen konnte. Im Mesophyll waren einige Chloroplasten mit je einem Krystall von dickerer, kürzerer Gestalt als in der Epidermis versehen; die Mehrzahl derselben schien jedoch ganz krystallfrei zu sein. Schöne nadelförmige Krystalle kommen ferner in der Epidermis und theilweise dem Mesophyll des Blattes von Cypripedium spectabile vor Ueber die Krystalle der Chromoplasten von Lycaste und Maxillaria werde ich im folgenden Kapitel zurückkommen. Ohne Zweifel würden

weitere Untersuchungen zahlreiche neue Beispiele des Vorkommens von Proteïnkrystallen bei den Orchideen aufdecken.

Ich habe bereits auf den indirekten Einfluss des Proteïnkrystalls auf die Gestalt der Stärkekörner bei Phajus hingewiesen. Bekanntlich giebt es noch mehrere andere, wenn auch nicht gerade zahlreiche Pflanzenarten, welche wenigstens in gewissen ihrer Organe Stärkekörner erzeugen, die ähnlich wie diejenigen von Phajus excentrischen Bau und abgeplattete Gestalt besitzen; solche kommen namentlich in sehr schöner Ausbildung in den Rhizomen der Canna-Arten und gewisser Zingiberaceen vor. Nähere Untersuchung zeigt, dass auch in diesen Fällen die Chromatophoren je einen langgestreckten, dünn-spindelförmigen oder nadelförmigen Krystall bilden und von demselben eine langgestreckte Gestalt erhalten, welche wiederum die Gestalt des Stärkekorns bedingt. Hier ist also ebenfalls in einfachster Weise der merkwürdige Bau dieser Stärkekörner erklärt und in allen Fällen auf dieselbe erste Ursache, einen Proteinkrystall, zurückgeführt. Es ist klar, dass auch noch andere Krystalle einen solchen indirekten Einfluss auf die Ausbildung des Stärkekorns haben würden, vorausgesetzt, dass das Stroma sich ebenfalls über dieselben ausdehne; einen Fall dieser Art finden wir in der That an der Möhre, deren Chromatophoren lange Farbstoffkrystalle und Stärkekörner erzeugen; das Stroma bedeckt den Krystall mehr oder weniger vollständig und besitzt dementsprechend eine gestreckte Gestalt, welcher die Gestalt der Stärkekörner wiederum entspricht; allerdings sind in diesem Falle die Stärkekörner nur klein.

Die krystallführenden Chromatophoren von Canna und den Zingiberaceen sind in mancher Hinsicht für die hier behandelten Gegenstände von Wichtigkeit und müssen daher etwas eingehender geschildert werden.

Die grossen, dreieckig-flachen, stark excentrischen Stärkekörner des Rhizoms von **Canna** sind allgemein bekannt. Sie wachsen an Leukoplasten, die zweierlei Proteinkrystalle bilden, einerseits kleine meist nach einer Fläche abgeflachte Oktaëder, seltener Würfel, andererseits äusserst zarte, oft schwer sichtbare, lange Nadeln (Taf. II, Fig. 1—7). Letztere sind es, welche die Chromatophoren in die Länge strecken. Am geeignetsten für die nicht gerade sehr leichte Beobachtung dieser Verhältnisse ist **Canna Warszewiczii**, wo in den stärkefreien Geweben der Aussenrinde und des Scheitels, namentlich aber an der Basis junger oberirdischer Sprosse und in den Schuppenblättern, die zarten Krystallnadeln leicht erkennbar sind; das Auffinden der isodiametrischen, viel beständigeren Kryställchen macht gar keine Schwierigkeiten. Die Leukoplasten bestehen, so lange sie keine Stärke erzeugen, aus einem an einer Stelle stark verdickten Stroma, welches die Krystallnadel anscheinend einseitig überzieht; in der Anschwellung liegt ein oktraëdrisches[1]) Kryställchen; selten sind zwei oder drei solche vorhanden. Die Nadeln sind in der Basis oberirdischer Sprosse und in den Schuppen klein, im Rhizom oft sehr lang und gebogen, nicht an allen Chromatophoren vorhanden, sie fehlen nämlich durchweg in der Epidermis und in der Regel auch in der

1) **Arth. Meyer** bestätigt zwar meine Angaben über die oktaëdrische oder würfelförmige Gestalt dieser Krystalle; seine Figur aber (Chlorophyllkorn, Taf. II, Fig. 55 k) stellt merkwürdiger Weise eine hexagonale Pyramide dar. Den nadelförmigen Krystall hat er nicht erkannt.

äussersten Rindenschichte, während die oktaëdrischen (resp. würfelförmigen) Krystalle überall vorhanden sind. Die Nadeln sind nur so lange erkennbar, als die Stärkekörner geringe Dimensionen besitzen; später werden sie nicht mehr oder nur selten nachweisbar.

Die Umwandlung der Leukoplasten zu Chloroplasten geht im Rhizom von Canna in ähnlicher Weise vor sich wie bei Phajus. Während bei der Kartoffel zwei Tage meist genügen, um eine deutliche Ergrünung hervorzurufen, sind dem Rhizom von Canna zwei Wochen und mehr dazu nöthig. Aehnlich wie bei Phajus erzeugt das Stroma Chlorophyll unter bedeutender Grössenzunahme und partieller Auflösung der Stärkekörner, während die Krystalle unverändert bleiben. Entsprechend der ungleichen Länge, theilweise dem Fehlen der Nadeln, sind in den äusseren stärkefreien Schichten der Rinde die Chloroplasten rundlich, in den tieferen dagegen langgestreckt und sehr unregelmässig; in einer Anschwellung der letzteren liegt der oktaëdrische Proteinkrystall.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Canna finden wir bei Zingiber officinale, dessen Stärkekörner bekanntlich ihrer Gestalt nach denjenigen von Canna nicht unähnlich sind, im unversehrten (nicht corrodirten) Zustande aber eine Schichtung nicht aufweisen.

Die Leukoplasten des Rhizoms von Zingiber officinale sind ausserordentlich klein und ähnlich wie bei Canna einem zarten, nadelförmigen Krystall befestigt, der ebenfalls in den verschiedenen Theilen des Rhizoms ungleich gross ist, und, wiederum wie bei Canna, in der Epidermis und den äussersten Rindenschichten fehlt. In den letzteren findet man nur einige wenige kleine Leukoplasten mit winzigen Einschlüssen, die möglicherweise aus ähnlichen isodiametrischen Proteinkryställchen wie bei Canna bestehen (Taf. II, Fig. 20). In den tieferen Schichten sind die ebenfalls sehr kleinen Leukoplasten spindelförmig, indem ihr Stroma einen zarten, nadelförmigen Krystall überzieht (Fig. II, Fig. 18). Noch tiefer endlich sind die Leukoplasten mit längeren Nadeln versehen und daher auch von mehr gestreckter Gestalt und tragen ein entsprechend abgeplattetes dreieckiges Stärkekorn (Taf. II, Fig. 21).

Die Umwandlung der Leukoplasten zu Chloroplasten unter dem Einfluss des Lichtes ist mit sehr bedeutender Grössenzunahme verbunden. In den äussersten Schichten sind die Chloroplasten rund-scheibenförmig, in den tieferen dagegen, wo die Leukoplasten durch den nadelförmigen Krystall eine gestreckte Gestalt erhalten hatten, sind die Chloroplasten mehr oder weniger dünn-spindelförmig und oft gebogen (Taf. II, Fig. 23—25).

Durch die mit der Umwandlung verbundene partielle Auflösung der Stärkekörner wird die Schichtung der letzteren sehr schön sichtbar.

Bei Curcuma Zedoaria sind die Verhältnisse sehr ähnlich wie bei Canna aber noch schwerer nachweisbar.

Die Stärkekörner liegen bekanntlich nicht überall an den Chromatophoren, sondern weit häufiger innerhalb derselben, und enthalten dementsprechend auch einen centrischen Bau. Auch in diesen Fällen wird die Anwesenheit eines Krystalles, aber in etwas anderer Weise, die Gestalt des Stärkekorns beeinflussen müssen. Fälle, wo innerhalb krystallführender Chromatophoren grosse einfache Stärkekörner wüchsen, sind mir bisher nicht begegnet; dagegen habe ich Fälle dieser Art für zusammengesetzte, aus kleinen Körnern bestehende Stärkekörner beobachtet. Bereits in früheren Arbeiten hatte ich gezeigt, dass die gestreckten

zusammengesetzten Stärkekörner des Endosperms gewisser Caryophylleen innerhalb spindelförmiger Leukoplasten erzeugt werden, und hatte die Vermuthung ausgesprochen, dass auch in diesem Falle die spindelförmige Gestalt von Krystallisation herrühren würde, während demgegenüber A. Meyer behauptete, dass es sich blos um durch das umgebende Plasma gestreckte Leukoplasten handelte. Neue diesbezügliche Beobachtungen an Lychnis dioica haben mir in der That gezeigt, dass diese Spindeln aus einem zarten Stroma und einer Krystallnadel, welche die Gestalt des Ganzen bedingt, bestehen. Zusammengesetzte Stärkekörner spindelförmiger Gestalt kommen ausser den Caryophylleen auch verschiedenen Chenopodeen zu (z. B. Spinacia); es ist nicht zu zweifeln, dass überall die Anwesenheit eines prismatischen oder nadelförmigen Krystalls die erste Ursache der gestreckten Gestalt dieser Stärkekörner sei.

Proteïnkrystalle habe ich bei allen untersuchten Boragineen, aber nur in der Epidermis der Blätter und Stengel, gefunden; sie sind spindelförmig bis nadelförmig, meist klein und von dem farblosen oder blass-grünen Stroma verhüllt. Die schönsten kommen bei den Cerinthe-Arten vor, so namentlich bei Cerinthe glabra, wo ich in alten Stengeln, im Herbst, Krystalle von auffallender Grösse fand, deren Dimensionen übrigens sogar innerhalb derselben Zellen sehr ungleich waren; das zarte grüne Stroma war zuweilen, ähnlich wie bei Canna, in der Mitte des Krystalls eingeschnürt. In einer jüngeren Zelle fand ich sogar einen grossen krummen Krystall, der an beiden Enden wohl ausgebildete Krystallkanten besass. Meinen Angaben über das Vorkommen von Krystallen in den Chromatophoren der Boragineen gegenüber behauptet Arthur Meyer, dass die stabförmige Gestalt derselben durch Streckung seitens des Cytoplasma herrührt; derselbe hat die auffallend deutlichen Krystalle übersehen (Taf. III, Fig. 10—11).

Erwähnenswerth endlich ist noch das Vorkommen von Proteïnkrystallen in den Leukoplasten von Monotropa Hypopitys. Die winzigen Leukoplasten des Parenchyms der Blüthe und des Stengels liegen in sehr grosser Anzahl um den Zellkern angehäuft und besitzen eine kurz nadelförmige Gestalt. An diesen Nädelchen habe ich in einigen Zellen Stärkekörner befestigt gesehen, die sich mit Jod violett färbten und sich überhaupt von gewöhnlichen Stärkekörnern nicht sehr wesentlich unterschieden. In gewissen Zellenzügen in der Nähe der Gefässbündel sind sogar sehr grosse Stärkekörner enthalten. Drude[1]) glaubte, dass feste Stärke der lebenden Pflanze fehle und nur unter dem Einfluss von Reagentien eine stärkeähnliche Substanz gefällt werde; ich habe derartiges an meinen Exemplaren nicht gesehen, und ich erinnere mich auch, bei der amerikanischen Monotropa uniflora Stärkekörner beobachtet zu haben.

Ueber die Proteïnkrystalle der Chromoplasten werde ich im folgenden Kapitel zurückkommen.

---

1) Biologie von Monotropa Hypopitys, 1873.

§ 2. Die Pyrenoide[1]).

Als Inhaltsbestandtheil der Chromatophoren zahlreicher Algen und derjenigen von Anthoceros sind von Schmitz farblose Körperchen nachgewiesen worden, welche er, „weil sie gleichsam die Kerne der Chromatophoren darzustellen scheinen“, als Pyrenoide (von πυρήν, Kern) bezeichnet. Diese Pyrenoide sind nach Schmitz meist kugelig, in Ein- oder Mehrzahl der Grundmasse der Chromatophoren „wie Nucleolen der Grundmasse des Zellkerns“ eingebettet. Verschiedene, jedoch nicht alle Familien der Algen haben pyrenoidhaltige Formen aufzuweisen. Hierher gehören nach Schmitz zahlreiche marine und einige das Süsswasser bewohnende Diatomeen, sämmtliche Bangiaceen und Nemalieen und die Mehrzahl der grünen Algen (incl. Euglenen). Sie fehlen dagegen bei den Florideen, mit Ausnahme der eben erwähnten beiden Gruppen, sowie bei sämmtlichen Phaeophyceen, und unter den grünen Algen bei den Arten von Microspora, Oocystis, Chroolepus, Vaucheria, Derbesia (neglecta), Udotea, Halymeda, Codium und Botrydium. Ausserhalb der Algen kommen sie nur noch bei Anthoceros vor.

Es besteht eine sehr constante Beziehung zwischen diesen Pyrenoiden und der Bildung der Stärke resp. der Körner der Euglenen und Florideen. Bei den grünen Algen, wo die Stärkekörner innerhalb der Chromatophoren entstehen, erscheinen sie immer zuerst und vorzüglich um die Pyrenoide, welche sie als hohlkugelige Hülle vollständig umgeben; diese hohlkugeligen Stärkebildungen sind seit langer Zeit als Amylumheerde oder Amylumkerne resp. Stärkekerne bekannt, ihre Natur war aber noch nicht genau aufgeklärt worden. Bei den Nemalieen und z. Th. den Euglenen entstehen die Körner der Florideenttärke resp. des Paramylon nicht innerhalb der Chromatophoren, aber dennoch zeigt sich auch hier ein unzweifelhafter

---

1) Litt.: Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, 1882, p. 37, 81, 102—105, 139, 169. — Arth. Meyer, Bot. Zeit. 1883, No. 30. — G. Klebs, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen etc. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, I, 2. — E. Pfitzer in Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft, I, p. 47. — Fr. Schmitz, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren, Pringsheim's Jahrbücher Bd. XV, Heft 1. — G. Klebs, Einige Bemerkungen zu „Schmitz' Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren“ Botan. Zeit. 1884, Sp. 566.

Einfluss des Pyrenoids auf die Bildung dieser Körper; bei den Nemalieen nämlich ist das Chromatophor sternförmig mit einem kugeligen Mittelstück, welches das Pyrenoid enthält und bei der Stärkebildung von einer hohlkugeligen Schicht von Florideenstärke umgeben wird, so dass der Anschein eines Amylumheerdes zu Stande kommt und Aehnliches kommt nach Schmitz auch bei den pyrenoidhaltigen Euglenen vor.

Die Pyrenoide sind nach Schmitz stets farblos, mit Ausnahme von Porphyridium cruentum, wo in dem hellroth gefärbten Chromatophor das schwach lichtbrechende Pyrenoid durch einen sehr schwachen grünlich-gelben Ton ausgezeichnet ist. Sie sind im frischen Zustand durchaus homogen, erhalten jedoch nach der Einwirkung von Reagentien (Pikrinsäure, Jodwasser, Alkohol, Chloralhydrat etc.) einen mehr oder weniger zarten netzigen Bau, den Schmitz als den mehr oder weniger veränderten Ausdruck präexistirender Structurverhältnisse anzunehmen geneigt ist.

Das Verhalten der Pyrenoide gegen Reagentien ist nach Schmitz je nach der Pflanzenart sehr verschieden. Süsswasser coagulirt die Pyrenoide von Spirogyra zu homogenen Klumpen, löst dagegen diejenigen der meisten Bangiaceen und Nemalien auf. Durch Härtungsmittel, wie Alkohol und Pikrinsäure, werden die Pyrenoide fixirt. Verschiedene Tinctionsmittel, namentlich Gentianaviolett, Hämatoxylin, Karmin werden von ihnen mehr oder weniger aufgenommen, mehr als durch das Stroma und das Cytoplasma, in der Regel, wenn auch nicht immer, weniger als durch die Chromatinkörper des Zellkerns; das Verhalten gegen Tinction ist bei verschiedenen Algen übrigens sehr ungleich. Nach Schmitz würden sich die Pyrenoide im Allgemeinen ganz ähnlich wie die Chromatinkörper des Zellkerns gegen Tinctionsmittel verhalten; er glaubt überhaupt, dass die Subtanz derselben derjenigen „der Chromatinkörper (resp. Nucleolen) sehr nahe stehe und der gleichen Stoffgruppe, wie diese, angehöre“ und meint, dass wenn die Ansicht von Zacharias, dass die Chromatineinschlüsse der Zellkerne aus Nuclein bestehen, richtig ist, die Substanz der Pyrenoide mit demselben Rechte zu den nukleinartigen Stoffen gerechnet werden muss.

Nach Schmitz sind die Pyrenoide Abschnitte der Chromatophoren, in welchen eine besondere Substanz eingelagert ist. Sie sind

nach demselben wachsthums- und theilungsfähig, ihr Verhalten in dieser Hinsicht verschieden, je nachdem sie in Ein- oder Mehrzahl sind. In ersterem Falle nämlich findet ihre Theilung gleichzeitig mit derjenigen des Chromatophor statt, im zweiten sind sie von dem letzteren weniger abhängig, vermehren sich jedoch im Ganzen entsprechend seinem Wachsthum. Die Theilung findet durch Einschnürung statt und geht bei den nackten Pyrenoiden in sehr einfacher Weise vor sich; bei den beschalten wird die Stärkehülle unter schwacher Einschnürung gespalten und jede Hälfte durch das Auftreten neuer Stärkekörnchen ergänzt. Ausser durch Theilung vermehren sich die Pyrenoide nach Schmitz auch durch Neubildung; hierher gehören z. B. die kleinen Amylumheerde in den Fortsätzen der Chromatophoren gewisser Zygnema-Arten, sowie diejenigen von Draparnaldia und Oedogonium. Schmitz glaubt jedoch annehmen zu können, dass die Vermehrung der Pyrenoide durch Theilung diejenige durch Neubildung weit überwiege. Ueber die physiologische Bedeutung, welche Schmitz den Pyrenoiden zuschreibt, werde ich nachher zurückkommen.

In Kürze wiederholt, sind nach der Ansicht von Schmitz die Pyrenoide rundliche Abschnitte der Chromatophoren, die von einer besonderen, an sich nicht lebenden, nucleinartigen Substanz imprägnirt sind und sich durch Theilung, jedoch auch durch Neubildung, zu vermehren vermögen.

Eine total abweichende Ansicht wurde nach dem Erscheinen von Schmitz' erster Arbeit durch Arth. Meyer vertreten; ihm nämlich scheinen die Pyrenoide nichts anderes als Proteïnkrystalle zu sein, die mit den Proteïnkrystallen von Phajus und Canna „homolog“ wären. Die Gründe, welche er zu Gunsten seiner Ansicht brachte, waren jedoch sehr ungenügend, theilweise ganz unrichtig. So sollen die Pyrenoide nach Meyer doppelbrechend sein, während sie keine Spur von Doppelbrechung zeigen; wahrscheinlich hat er beschalte Pyrenoide auf ihre optischen Eigenschaften untersucht und die Doppelbrechung der Stärkekörner dem Pyrenoid zugeschrieben. Ferner giebt Meyer an, dass die Pyrenoide von Spirogyra eckig seien und giebt als Beleg dafür die Abbildung eines mit Blutlaugensalz und Eisenchlorid behandelten und dann in Chloralhydrat aufgequollenen Pyrenoids, dessen übrigens sehr unregelmässig

und undeutlich eckige Gestalt nach solcher Behandlung natürlich nicht mehr die ursprüngliche sein konnte.

Endlich sollen die Pyrenoide auch mit den ihrer chemischen und physikalischen Natur nach ganz unbekannten Einschlüssen der Chromatophoren von Yucca und Iris „verwandt, vielleicht sogar homolog“ seien, eine Vorstellung, welche natürlich nicht geeignet war, seine Ansichten zur Geltung zu bringen. Dagegen liess sich Meyer nicht durch den Umstand stören, dass, nach den sehr eingehenden Beschreibungen Schmitz', die Pyrenoide sich durch Theilung vermehren [1]) sollen.

Wie gesagt, erschien die Ansicht Meyer's, dass die Pyrenoide Krystalle seien, vollständig unhaltbar und scheint von ihm selbst seitdem aufgegeben worden zu sein; ich war daher nicht wenig überrascht, als ich bei der Untersuchung frischer Pflanzen von Bryopsis und nachher einiger anderer grünen Algen anerkennen musste, dass in der That bei denselben die Pyrenoide höchst wahrscheinlich Krystalle seien und nicht durch Theilung, sondern nur durch Neubildung entstehen. Ich muss jetzt also die Meyer'sche Ansicht für die von mir untersuchten Fälle als mindestens viel wahrscheinlicher als diejenige von Schmitz betrachten; es ist mir kaum zweifelhaft, dass die Pyrenoide von Bryopsis, Cladophora, Mougeotia, Ulothrix und wohl auch Spirogyra Krystalle seien und zwar von abgeplattet oktaëdrischer Gestalt (z. B. O. oder R . oR), ähnlich wie die kleinen Krystalle in den Chromatophoren von Canna und im Cytoplasma vieler Pflanzen. Es fehlt mir an sicheren Erfahrungen über andere Algen, namentlich über die Diatomeen und Rhodophyceen; wohl habe ich eine Erythrotrichia und Striatella unipunctata dahin untersucht, die anatomischen Verhältnisse erlaubten mir aber nicht, zu einer Entscheidung zu kommen.

---

1) Allerdings ist früher von Trécul (C. R. de l'acad. des sc., Bd. 47) und sogar in neuester Zeit von Karsten (Pharmac. Centralhalle 1882, No. 17) behauptet worden, dass die Proteïnkrystalle sich durch Theilung vermehren; nach letzterem sollen sie sogar, und zwar namentlich in gekochten Kartoffeln, nach dem Digeriren in angesäuerten Lösungen phosphorsaurer Alkalien, bacterienartig lebhaft vegetiren!

Die Pyrenoide von Bryopsis plumosa.

Bekanntlich sind die Chloroplasten von Bryopsis plumosa rundlich oder gewöhnlich länglich, oft in der Mitte eingeschnürt, von sehr wechselnder, meist bedeutender Grösse. Ohne Ausnahme enthalten sie Pyrenoide, und zwar die rundlichen Chloroplasten meist nur ein einziges, die langgestreckten zwei, drei, zuweilen mehr. Diese Pyrenoide sind auch innerhalb eines und desselben Chloroplasten sehr ungleich gross, unter gewöhnlichen Umständen von einer Hülle von Stärkekörnern umgeben; letztere sind in den älteren Theilen meist gross, dicht-gedrängt, in den jüngeren klein, durch Zwischenräume getrennt. Zuweilen sind die Stärkekörner nur als Hülle des Pyrenoids vorhanden, meist aber befinden sie sich noch in grösserer Entfernung derselben, im Stoma zerstreut, jedoch nur im mittleren Theil des Chromatophor.

Sofort fällt es auf, dass die nur von winzigen Stärkekörnchen umgebenen Pyrenoide eine sechseckige Gestalt besitzen, welche derart constant und regelmässig ist, dass ich sie nicht anders als durch Krystallisation entstanden erklären könnte. Zwar kennen wir organische Körper, deren Gestalten einigermaassen krystallähnlich aussehen; immerhin sind Fälle dieser Art so selten und so abweichend von den Pyrenoiden, dass nur auf Grund sehr beweisender Thatsachen die krystallähnliche Gestalt der Pyrenoide von Bryopsis auf eine andere Ursache als Krystallisation zurückgeführt werden dürfte. Ein hinreichender Grund dafür wäre natürlich, wenn sie richtig wäre, die Angabe von Schmitz, dass die Pyrenoide sich durch Theilung vermehren; nähere Untersuchung zeigte mir jedoch, dass bei Bryopsis keine Erscheinung vorhanden ist, welche man als Beweis dafür betrachten könnte, während im Gegentheil in deutlichster Weise, Vermehrung durch Neubildung, wie sie bei krystallinischen Körpern natürlich allein möglich ist, häufig stattfindet.

Schmitz hatte aus dem Vorkommen langgestreckter, durchgeschnürter und dicht aneinander liegender getrennter Pyrenoide auf Vermehrung derselben durch Theilung geschlossen; solche „Entwickelungsreihen“ sind jedoch natürlich nur dann beweisend, wenn der Uebergang der einen in die andere Stufe sich unter den Augen des Beobachters abspielt, was ich nie zu beobachten Gelegenheit

hatte. Nähere Untersuchung zeigte mir vielmehr, dass bei Bryopsis wenigstens, solche scheinbare Theilungsstadien, die in der That keineswegs selten sind, eben nur scheinbare Theilungsstadien darstellen; die gestreckten Pyrenoide von Bryopsis bestehen nämlich aus zwei dicht aneinander liegenden Sechsecken, welche bei der schwachen Contraction, die Pikrinalkohol hervorruft, auseinanderweichen (Taf. II, Fig. 9). Dagegen findet man in grosser Zahl Bilder, die entschieden für Neubildung sprechen, welcher Bildungsmodus von Schmitz auch bereits für andere Fälle angenommen wird.

Ich habe vorhin gesagt, dass rundliche Chlorophyllkörper in der Regel nur ein meist grosses Pyrenoid enthalten (Taf. II, Fig. 8). In etwas gestreckten Chlorophyllkörpern sieht man häufig in dem einen Ende ein äusserst kleines Pyrenoid, von winzigen Stärkekörnchen umgeben, während das andere Ende ein viel grösseres enthält (Taf. II, Fig. 8); das Gleiche ist häufig noch, in jüngeren Theilen, in bereits langgestreckten und sogar eingeschnürten Chlorophyllkörnern der Fall, während in den älteren Theilen der Pflanze die gestreckten Chlorophyllkörper, meist ungefähr in gleichen Abständen von den Enden, mindestens zwei nahezu gleich grosse Pyrenoide enthalten (Taf. II, Fig. 9). Vergleicht man Chlorophyllkörner in verschiedenen Stadien der Streckung und Theilung, so stellt sich die Entwickelungsgeschichte der Pyrenoide folgendermaassen dar: Bei der Streckung bleibt das bereits vorhandene Pyrenoid in dem einen Ende, während in dem anderen ein zuerst sehr kleines, von winzigen Stärkekörnern umgebenes Pyrenoid auftritt und allmälig an Grösse zunimmt, letzteres anscheinend nicht auf Kosten des andern.

Die eben erwähnte einfache Entwickelungsgeschichte beruht zwar ebenfalls wie die von Schmitz angenommene, nur auf dem Vergleich verschiedener Chlorophyllkörner und hat daher auch blos einen bedingten Werth; es giebt aber keine andere Erscheinung, welche mit der thatsächlich stattfindenden Vermehrung der Pyrenoide in Zusammenhang gebracht werden könnte. Neue Pyrenoide müssen nothwendig in sich streckenden und theilenden Chlorophyllkörnern entstehen und man sieht in der That in diesen Fällen stets winzige Pyrenoide, die es sehr nahe liegt, als wirkliche Anfänge zu betrachten. Es ist nicht ausgeschlossen, dass in anderen Fällen noch

ein anderer Bildungsmodus stattfinde, nämlich Auflösung des einen Krystalls und Wiederauftreten von zwei; ich habe aber weder bei Bryopsis noch bei den übrigen von mir untersuchten grünen Algen irgend welche Erscheinung gesehen, welche auf einen solchen Vorgang deuten würde.

Noch schöner krystallartig ausgebildet sind die Pyrenoide einer grossen Süsswasser bewohnenden Cladophora, die ich in der Nähe von Nizza dieses Frühjahr sammelte[1]). Die undeutlich begrenzten, unregelmässig rundlichen Chromatophoren enthalten je ein oder zwei Pyrenoide, im letzteren Falle von sehr ungleicher Grösse. Die grossen Pyrenoide übertreffen diejenigen von Bryopsis um ein Bedeutendes und stellen sechseckige Tafeln dar, theils mit gleich langen, theils mit abwechselnd kürzeren und längeren Seiten (Taf. II, Fig. 12). Die grossen Pyrenoide sind regelmässiger ausgebildet als die kleinen. Ganz ohne Stärkehülle habe ich sie nie gesehen; sie waren vielmehr stets mit einem oft sehr dünnen, zusammenhängenden Stärkeüberzug versehen, in welchem einzelne Körner nicht erkannt werden konnten, obgleich ich keineswegs behaupten möchte, dass er nicht aus ursprünglich getrennten sehr kleinen Körnern entstanden wäre. Ausserhalb des Amylumheerdes waren auch in dem übrigen Stroma Stärkekörnchen unregelmässig zerstreut.

Aehnliche Verhältnisse fand ich bei einer an der Küste von Antibes, in flachen Tümpeln an der See, überaus häufiger, wohl wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit (April) mehr gelben als grünen Cladophora. Bei dieser Form waren die Chromatophoren einzeln in jeder Zelle, gitterartig durchbrochen und nur mit kleinen Pyrenoiden versehen. Was das Interesse dieser Form macht, sind die eigenthümlichen Wachsthumsverhältnisse der Stärkehüllen. Ebenso wie bei der eben erwähnten Süsswasserform fand ich die Stärkeschicht stets zusammenhängend, ohne Andeutung einer Entstehung aus getrennten Körnern, zuerst sehr dünn, später von sehr bedeutender Dicke. Im letzteren Fall entsteht aus jedem Amylumheerd ein scheinbar einfaches geschichtetes Stärkekorn, das sich beim ersten Blicke nicht von einem gewöhnlichen unterscheidet (Taf. II, Fig. 4);

1) Häufig in den Strassengräben zwischen Nizza und Le Var, neben zahlreichen anderen interessanten Algenformen.

der „Kern“ derselben ist aber von dem Pyrenoid eingenommen, welches man immer noch mit Tinctionsmitteln, sogar schon mit Jod nachweisen kann; die Stärkehülle zeigt mehrere schöne, rings um das Pyrenoid verlaufende Schichten, — ein neuer Beweis, dass der Kern der älteste, nicht der jüngste Theil der Stärkekörner darstellt und dass letztere durch Auflagerung wachsen.

Ganz ähnliche Beobachtungen wie bei Bryopsis und Cladophora habe ich noch bei anderen grünen Algen gemacht; ich fand bei einer Mougeotia vollständig nackte Pyrenoide von sechseckiger, wenn auch nicht immer sehr regelmässiger Gestalt, und Aehnliches gilt von den Pyrenoiden von Ulothrix, Cladophora glomerata und Spirogyra majuscula, die ich allerdings nur im beschalten Zustande gesehen habe; ähnlich gestaltet wie bei der Cladophora von Nizza fand ich sie bei Ulva bullosa, welche Art ich am gleichen Standorte sammelte. Die sehr kleinen Pyrenoide von Anthoceros laevis (Taf. II, Fig. 15—16) zeigten mir nach der Entfernung der Stärke durch Verdunkelung nur noch corrodirte, unregelmässig eckige Umrisse, offenbar die Folge beginnender Auflösung.

Wie gesagt, ich glaube aus meinen Beobachtungen mit grösster Wahrscheinlichkeit schliessen zu können, dass die Pyrenoide der untersuchten Fälle Krystallnatur besitzen, ich kann aber diesen Schluss noch nicht verallgemeinern, da es mir an genauerer Kenntniss zahlreicher Algenformen, namentlich der Diatomeen und Florideen fehlt; es ist eben nicht ausgeschlossen, dass die gleiche oder eine ähnliche Substanz bald im krystallisirten, bald im amorphen Zustande auftrete.

Daraus, dass die Pyrenoide sich gegen einige Reagentien, namentlich organische Farbstoffe „im Allgemeinen ganz analog wie die Chromatinkörper des Zellkerns“ verhalten, glaubt Schmitz, wie vorher erwähnt, schliessen zu dürfen, dass die Substanz der Pyrenoide derjenigen der Chromatinkörper (resp. der Nucleolen) sehr nahe stehe und der gleichen Körpergruppe wie diese angehöre. Ich muss gestehen, dass ich die Gründe, welche Schmitz zu Gunsten seiner Ansicht bringt, nicht als beweisend betrachten kann und dass letztere mir sogar unhaltbar erscheint. Dieselbe stützt sich wesentlich nur auf dem angeblich ganz ähnlichen Verhalten der Pyrenoide und Chromatinkörper gegen organische Farbstoffe; man könnte schon

a priori einwenden, dass die verschiedenartigsten Substanzen ein sehr ähnliches Verhalten gegen Tinctionsmittel zeigen und dass diese daher wenig geeignet sind, Aufschlüsse über chemische Aehnlichkeit oder Verschiedenheit organischer Substanzen, namentlich der Eiweisskörper und ihrer Verwandten, zu geben — es sollte denn sein, dass die Uebereinstimmung in positiver und negativer Hinsicht ausnahmslos sei und sich auf sehr viele Farbstoffe erstrecke. Nähere Prüfung des Sachverhalts zeigt jedoch, dass dem sich nicht so verhält, dass die Pyrenoide in ihrem Verhalten gegen Tinction vielmehr noch weniger Aehnlichkeit mit den Chromatineinschlüssen des Zellkerns zeigen, als diese etwa mit den aus Vitellin, also einem ganz anderen Stoffe bestehenden Aleuronkrystallen, den aus Ichthin bestehenden Dotterplättchen u. s. w. Es ist mir kein Fall bekannt, wo eine wirkliche Uebereinstimmung in der Tinction der Pyrenoide und Chromatinkörper vorhanden wäre, und es werden nur diejenigen Farbstoffe von den ersteren aufgenommen, die auch das Stroma und das Cytoplasma, wenn auch meist schwächer, tingiren. Namentlich intensiv gefärbt werden die Pyrenoide durch Gentianaviolett, das ebenfalls von dem Stroma gierig aufgespeichert wird, während sie bei der Behandlung mit Methylgrün, welches in den meisten Fällen die Chromatineinschlüsse tingirt, stets farblos bleiben, und Carmin sowie auch Hämatoxylin, deren stark tingirende Wirkung auf die Chromatinkörper bekannt ist, meist nur eine schwache Wirkung haben; letzteres gilt namentlich von dem Carmin.

Schmitz sagt übrigens selbst: „Ferner nähert sich zwar die Färbung der Pyrenoide im Allgemeinen sehr der Färbung der Chromatinkörper des Zellkerns derselben Zelle, allein der Farbenton der ersteren steht doch gewöhnlich an Intensität hinter der Färbung der Chromatinkörper merklich zurück, die Färbung der Pyrenoide pflegt im Allgemeinen langsamer einzutreten als die Färbung der Chromatinkörper. Doch treten zuweilen auch an gefärbten Zellen die Pyrenoide durch weit dunklere Färbung hervor als die Chromatinkörper der Zellkerne, sehr deutlich z. B. an Pikrin-Hämatoxylin-Präparaten von Licmophora flabellata[1]).“

Genauere Angaben über die Tinction der Pyrenoide einiger

1) Schmitz, Chromat. d. Algen, p. 55.

Algen giebt auch Strasburger, so für Cladophora glomerata: „An dem Borax-Carmin-Präparate treten die Zellkerne ganz scharf hervor. Die Pyrenoide sowie das übrige Zellplasma sind so gut wie ungefärbt geblieben. . . . . Die Hämatoxylin- und Hämateïn-Präparate zeigen die Zellkerne dunkel gefärbt, ausserdem, wenn auch schwach, die Pyrenoide."

Ueber Spirogyra majuscula macht Strasburger folgende Angaben: „Mit Carmin erscheint das Kernkörperchen dunkel gefärbt; weniger intensiv tingirt ist das übrige Kerngerüst, welches das Kernkörperchen trägt. Schön rosa sind die Chlorophyllbänder; dunkler, doch nicht so dunkel als das Kernkörperchen, die Pyrenoide. . . . . Aehnliche Verhältnisse geben die Hämatoxylin- und Hämateïn-Färbungen . . . ." Ueber die Wirkung der Safranintinction über dasselbe Object theilt Strasburger Folgendes mit: „In den Zellkernen ist die Structur ausserordentlich deutlich, das Kerngewebe sehr intensiv, das Kerngerüst schwach tingirt. Die Pyrenoide zeigen weniger intensive Färbung wie das Kernkörperchen, sie sind von einer rosa Hülle umgeben, da im Safranin auch die Stärke Farbstoff aufnimmt" . . . Die Wirkung des Pikrin-Nigrosin über dasselbe Object wird folgendermaassen beschrieben: „Die Kernkörperchen erscheinen dunkel stahlblau, das Kerngerüst dunkelblau, die Pyrenoide heller blau, noch heller die sehr scharf gezeichneten Chlorophyllbänder[1])."

Aus dem Verhalten der Pyrenoide und Chromatinkörper (incl. Nucleolen) gegen Tinctionsmittel lässt sich also nur schliessen, dass dieselben substantiell weder übereinstimmen noch sogar nahe verwandt sind.

Zu dem gleichen Resultat führt auch das Verhalten gegen andere Reagentien. Charakteristisch für die Nucleine, und, wie Zacharias zeigte[2]), für die Chromatinkörper des Zellkerns, ist, dass sie in Sodalösung löslich sind, in Kochsalzlösung überaus stark aufquellen. Nach den Untersuchungen Meyer's[3]) über die Pyrenoide von Spirogyra werden dieselben weder von Sodalösung noch

---

1) Strasburger, Botan. Practicum, S. 332, 334.
2) Bot. Zeit. 1881, Sp. 189.
3) Ibid. 1883.

von 10 pCt. Kochsalzlösung merklich verändert. Zwar hat Schmitz Auflösung gehärteter Pyrenoide und Nucleolen in Schulze'scher Mischung bei Spirogyra beobachtet, während die Chromatophoren ungelöst bleiben; es wird aber von Schulze'scher Mischung so vielerlei aufgelöst, dass ich auf diese Uebereinstimmung grösseres Gewicht nicht zu legen vermag.

Ich bin aus diesen Gründen gezwungen, zu gestehen, dass ich nach unseren bisherigen Kenntnissen einen Vergleich der Pyrenoide mit den Chromatinkörpern nicht als fruchtbringend betrachten kann. Ebenso wenig begründet erscheint mir die allerdings nur hypothetisch ausgesprochene Ansicht von Schmitz, dass die Mikrosomen ebenfalls aus nucleinartiger Substanz bestehen und dass die Aleuronkörner „gleichsam den Pyrenoiden der Chromatophoren entsprechen". Die Proteinkrystalle, welche viele Aleuronkörner beinahe für sich allein bilden, bestehen aus einer ganz anderen Substanz als die Chromatinkörper, nämlich aus Vitellin, und unterscheiden sich auch sonst in mancher Hinsicht von den Pyrenoiden.

Mit den Pyrenoiden hat A. Meyer auch die Proteinkrystalle verglichen, die in den höheren Pflanzen zuweilen als Einschlüsse der Chromatophoren vorkommen, wie im letzten Paragraphen des Näheren dargestellt wurde. Nach Meyer sind die Pyrenoide und diese Krystalle mit einander „homolog" und Schmitz hat sich im Wesentlichen dieser Ansicht angeschlossen. Meyer versucht dieselbe auf die physikalischen und chemischen Eigenschaften zu stützen; die Gründe, welche er zu Gunsten seiner Annahme bringt, sind jedoch durchaus hinfällig. Daraus, dass die Pyrenoide Krystalle seien, folgt noch gar nicht, dass sie irgendwie mit den Krystallen der höheren Pflanzen verglichen werden dürfen; gegen diese Annahme spricht aber schon der Umstand, dass in der überwiegenden Mehzahl der Fälle diese letzteren eine ganz andere Krystallform besitzen und was die allerdings existirende Aehnlichkeit der Pyrenoide mit den octaëdrischen Krystallen von Canna betrifft, so verliert dieselbe ganz an Bedeutung, wenn man weiss, dass ganz ähnlich gestaltete Proteinkrystalle auch im Cytoplasma vieler Algen und gewisser Mucorineen, in vielen Aleuronkörnern, sowie unter Umständen in kranken Seidenraupen vorkommen, und dass sehr verschiedenartige, sowohl anorganische wie organische Stoffe, in der Form regu-

lärer Oktaëder auftreten. Aehnliches gilt auch von den chemischen Eigenschaften; dieselben sind bei den Krystalloiden der Chromatophoren höherer Pflanzen, noch mehr aber bei den Pyrenoiden, ausserordentlich wechselnd, und zeigen nicht mehr Uebereinstimmung mit einander als etwa mit den erwähnten Proteinkrystallen der Seidenraupe oder denjenigen, die Böttcher aus trocknendem Sperma erhalten hat, — und auf diese letzteren Fälle wird man doch die „Homologie“ nicht erstrecken wollen.

Dass die Proteinkrystalle in den Chromatophoren der höheren Gewächse nicht die gleiche Bedeutung besitzen wie die Pyrenoide, geht aus den bei allen Stärke oder stärkeähnliche Substanzen erzeugenden Algen existirenden Beziehungen zwischen der Bildung dieser Stoffe und den Pyrenoiden hervor; solche Beziehungen kommen zwischen der Stärkebildung und den Proteinkrystallen der höheren Pflanzen nicht vor, letztere geben nie zur Bildung von Amylumheerden Anlass, während die Pyrenoide stärkeführender Algen stets von einer Stärkehülle umgeben sind. Amylumheerde finden wir nur bei den Algen und bei den Anthoceros-Arten, deren Chromatophoren auch sonst ganz und gar mit denjenigen gewisser Algen, namentlich der Coleochaeten, übereinstimmen, und von denjenigen aller höheren Pflanzenformen, auch der übrigen Moose, total verschieden sind, ein Umstand, auf welchen ich schon vorher hingewiesen habe. Von den Moosen aufwärts fehlen Amylumheerde und Proteinkrystalle in den Chromatophoren gänzlich bis zu den Angiospermen, wo zwar Krystalle, aber keine Amylumheerde mehr vorkommen. Meyer wollte eine Stütze seiner Ansicht darin erblicken, dass die Proteinkrystalle nur bei den Monocotylen vorkommen; ich habe dagegen gezeigt, dass Krystalloide bei den Dicotyledonen ebenfalls gar nicht sehr selten sind, und zwar namentlich in der phylogenetisch wahrscheinlich recentesten Abtheilung derselben, den Sympetalen. Ich muss die Pyrenoide und Amylumheerde als eine den Chromatophoren der Algen eigenthümliche Bildung betrachten, welche, mit anderen Eigenthümlichkeiten, über welche ich noch zurückzukommen haben werde, bei den höheren Pflanzen gänzlich verschwunden sind, und zuletzt und zwar in ihrer Gesammtheit, bei den vegetativ einfachsten Moosen, den Anthoceroten, auftreten. Ueber die physiologische Bedeutung der Pyrenoide schliesse ich mich der

Ansicht von Schmitz vollständig an; ich stimme ihm also vollständig darin bei, „dass die Thatsachen mit grosser Entschiedenheit darauf hinweisen, dass an der Bildung der Stärke die Pyrenoide einen sehr wesentlichen Antheil nehmen, dass die Pyrenoidsubstanz zur Bildung der Stärke von den Chromatophoren angewendet werde.“ Mit dieser Auffassung ist natürlich auch die von A. Meyer und mir vertretene Ansicht, dass die Pyrenoide Krystalle seien, ganz gut zu vereinigen; man kann sich auf Grund derselben sogar noch besser das Vorkommen pyrenoidfreier Chromatophoren erklären, wo die sonst krystallisirende Substanz im Stroma vertheilt bleibt, sei es, dass die Bedingungen der Krystallisation ungünstig seien oder der Stoff zum Krystallisiren wenig neige; ungleiches Verhalten in letzterer Hinsicht ist sogar bei chemisch sehr nahe verwandten Substanzen bekanntlich nicht selten. Sodann erklärt sich mit unserer Annahme in befriedigendster Weise die Bildung von Stärke in grösserer Entfernung der Pyrenoide, wo die Pyrenoidsubstanz zu verdünnt ist, um zu krystallisiren.

Was nun die Proteïnkrystalle der höheren Pflanzen betrifft, so habe ich über deren Bedeutung früher bereits eine Ansicht ausgesprochen, in welcher ich durch meine neueren Untersuchungen nur gestärkt worden bin. Daraus nämlich, dass sie in den meisten Fällen in stärkefreien Chromatophoren vorkommen, welche gar keine oder nur eine sehr schwache Activität aufweisen, daraus, dass sie in stärkeerzeugenden Chromatophoren schliesslich verschwinden, glaubte ich annehmen zu können, dass sie aus einem transitorisch oder dauernd „in den Reservezustand übergegangenen Theil des Eiweisses derselben bestehen, welcher sich sehr wenig vom activen unterscheidet und später auch wieder in solches umgewandelt werden kann.“

Da nach der Annahme von Schmitz auch die Krystalle der Chromatophoren höherer Pflanzen den Chromatinkörpern des Zellkerns chemisch sehr ähnlich sein würden, und derselbe seine Ansicht hauptsächlich auf das Verhalten gegen Tinctionsmittel stützt, so habe ich einige diesbezügliche Beobachtungen an den in Alkohol gehärteten Chromatophoren und Zellkernen ergrünter Knollen von Phajus grandifolius angestellt. Das Ergebniss war folgendes:

		Methylgrün	Borax-Carmin	Gentianaviolett.
nach 1 Stunde	Zellkern	Tiefe Färbung	lebhafte Färbung	deutliche Färbung
	Krystall	Keine Färbung	keine Färbung	etw. schwäch. Färb.
	Stroma	" "	" "	" " "
	Cytoplasma	" "	" "	viel " "
nach 24 Stunden	Zellkern	Tiefe Färbung	tiefe Färbung	dunkel blau violett
	Krystall	Keine Färbung	sehr schwache Färb.	dunkel roth violett
	Stroma	" "	" " "	" " "
	Cytoplasma	" "	" " "	schwäch. " "

Wie man sieht, zeigt das Verhalten der Phajuskrystalle gegen Tinctionsmittel, wenn überhaupt etwas, nur dass dieselben nicht näher mit den Chromatinkörpern verwandt sind als diese mit dem plasmatischen Stroma des Chromatophor; dagegen würde man, falls man den Tinctionen in dieser Hinsicht irgend welche Bedeutung zuschreiben will, in dem angegebenen Verhalten eine Stütze meiner Ansicht über die Beziehungen der Krystalle zum activen Stroma erblicken dürfen.

8. Die Chromoplasten [1]).

Im ersten Theil dieser Arbeit habe ich die genetischen Beziehungen der Chromoplasten zu den übrigen Chromatophoren, ihr Vorkommen, ihre Vertheilung in der Pflanze, ihre Phylogenie in

1) Litt.: Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1846, p. 38. — v. Mohl, Vegetab. Zelle, 1855, p. 47. — Trécul, Des formations vésiculaires dans les cellules végétales. Annales des sciences naturelles. Botanique. 4. sér. T. 10, 1858. — Hildebrand, Pringsheim's Jahrb. Bd. III, S. 59. — A. Weiss, Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wiss., Bd. 49 (?), 1864, und 54, 1866. — Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, S. 376. — Kraus, Pringsheims Jahrb., Bd. VIII, 1872. — Wiesner, Pringsheim's Jahrb., Bd. VIII. — Prillieux, Ann. d. sc. nat. Botanique, 5. sér., Bd. 19, 1874. — Millardet, Note sur une matière colorante nouvelle (Solanorubine) découverte dans la Tomate. Nancy 1876. — Drude, Biologie von Monotropa Hypopitys und Neottia nidus-avis, 1873. — Weiss, Allgemeine Botanik, 1878, Bd. I. — A. F. W. Schimper, Ueber die Entw. der Chlorophyllk. und Farbk., Bot. Zeit. 1883. — A. Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1883. — Fritsch, Ueber farbige körnige Stoffe des Zellinhalts, Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV, 1883. — A. Meyer, Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen, Bot. Zeit. 1883. — A. F. W. Schimper, Erwiderung, Bot. Zeit. 1883. — E. Strasburger, Das

allgemeinen Zügen darzustellen versucht. Aufgabe dieses Kapitels ist die nähere Untersuchung des einzelnen Chromoplasten, seines feineren Baues, seiner Entstehung, seiner Einschlüsse. Dabei werde ich von den Phaeoplasten und Rhodoplasten absehen.

§ 1. Geschichtliches.

Die merkwürdig gestalteten Farbkörper vieler Blüthen und Früchte haben schon relativ früh die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Die älteste mir bekannte Erwähnung derselben befindet sich in Unger's „Anatomie und Physiologie der Pflanzen" (1846) und lautet: „Ausser dem grünen Farbestoffe kommen noch andere Farbestoffe in Form von Kügelchen, Spindeln u. s. w. sowie gelöset im Zellsafte vor, und bringen die gelben, rothen, blauen und violetten Farben, welche wir sowohl in den Blättern und Früchten, als besonders in den Blumenkronen wahrnehmen, hervor. Nur wenige dieser Farbestoffe, wie z. B. das Xanthophyll, sind bisher genauer untersucht und auf die Art und Weise ihrer Entstehung hingewiesen worden. Einige sind sicherlich ebenfalls Stickstoffverbindungen."

Ebenfalls kurz werden von Mohl in dessen „Vegetab. Zelle" die Farbkörper abgefertigt; erwähnt werden blos gelbe faserförmige Gebilde und blaue Kugeln bei Strelitzia Reginae, rothe Kugeln bei Salvia splendens. Diese blauen und rothen Kugeln sind, wie ich seitdem nachwies, keine Chromatophoren, sondern blos Vacuolen.

Die erste ausführliche Untersuchung über die Farbkörper wurde 1858 von Trécul veröffentlicht; dieselbe erweiterte jedoch unsere Kenntnisse nicht sehr wesentlich, indem sie, unter der Herrschaft der Bläschentheorie geschrieben, hauptsächlich neue Belege zu derselben liefern sollte, und dementsprechend richtige und unrichtige Beobachtungen in phantastischem Gewande bringt. Die Chromoplasten sind nach Trécul „Bläschen", die zuweilen an der dünnsten Stelle zerreissen und so die in Blüthen und Fruchten nicht seltenen spindelförmigen Gebilde erzeugen.

---

botanische Practicum, 1884, S. 59 ff. — Frommann, Structur, Lebensersch. u. Reactionen thier. und pflanzl. Zellen, 1884.

Die Arbeit von Weiss aus dem Jahre 1864 wird nur nach dem S.-A. citirt werden, da dieselbe sich nicht in dem mir zur Verfügung stehenden Band 49 der Wiener Sitzungsberichte befindet.

Viel nüchterner, aber wesentlich besser und sogar grundlegend ist die 1863 erschienene Arbeit Hildebrand's, welche zwar die Entwickelungsgeschichte kaum berührt und auch nicht frei von Irrthümern ist, im Ganzen aber eine klare und relativ richtige Darstellung der fraglichen Gebilde giebt.

Sehr umfangreich sind die 1864 und 1866 veröffentlichten Untersuchungen von Ad. Weiss.

Die orange-gelben Farbkörper sind nach diesem Beobachter entweder rund oder meist spindelförmig, aus einer Anhäufung kleiner Körner zusammengesetzt und oft in „Bläschen" eingeschlossen; die gelben Farbkörper sind meist rund, selten ähnlich wie die orangegelben spindelförmig. Rothe und blaue Farbkörper kommen ebenfalls, jedoch nicht häufig vor. Weiss lässt die Farbkörper entweder durch Umwandlung von Chlorophyllkörnern oder dadurch, dass Plasma sich um Stärkekörner ansammelt, entstehen; — seine Anschauungen in Bezug auf die Bildung der Spindeln stimmen mit denjenigen Trécul's wesentlich überein.

Wesentlich richtiger in Bezug auf die Entstehung der Spindeln und sonstiger spitziger Gestalten sind die kurzen Angaben in Hofmeister's Pflanzenzelle (1867); dieselbe wird nicht mehr auf Zerreissung von „Bläschen", sondern auf ungleiches Wachsthum zurückgeführt, was schon dem richtigen Sachverhalt bedeutend näher liegt.

Im Wesentlichen die alte Anschauung der Bläschenzerreissung finden wir hingegen wieder von G. Kraus in seinen Untersuchungen über die Farbkörper der Frucht von Solanum Pseudo-Capsicum (1872) vertreten. Diese Farbkörper sind zum Theil rund und dann meist vacuolig, oder spindelförmig. Die Spindeln verdanken ihren Ursprung einem „meist durch Vacuolenbildung eingeleiteten Zerfallen der Körner, einer Degradation derselben".

Einen sehr wesentlichen Fortschritt bezeichnet die vorzügliche Arbeit Millardet's über das Solanorubin (1876), den rothen Farbstoff der Tomate. Die Farbkörper enthalten in der reifen Frucht amorphes Xanthophyll und grosse, meist nadelförmige, blass-rothe Farbstoffkrystalle, deren Gestalt, chemische und physikalische Eigenschaften in klarster und erschöpfender Weise untersucht wurden. Besondere Aufmerksamkeit hat der Verf. auch der Entwickelungs-

geschichte dieser Farbkörper geschenkt, ihre Entstehung durch Metamorphose der Chlorophyllkörner, die genetischen Beziehungen des krystallinischen „Solanorubin" zum Chlorophyll dargestellt.

Die nächste ausführliche Arbeit wurde von mir 1883 veröffentlicht; ich lieferte in derselben u. a. den Nachweis, dass die Chromoplasten stets aus anderen Chromatophoren (Chloroplasten oder Leukoplasten), nie durch Neubildung entstehen. Das Zustandekommen der Spindeln und sonstiger krystallähnlicher Formen führte ich auf Krystallisation des Eiweiss zurück, ähnlich wie in den Chloroplasten und Leukoplasten von Phajus, Canna u. a.

In der bald nachher erschienenen Abhandlung Fritsch's befinden wir uns wiederum auf dem Trécul-Weiss-Kraus'schen Standpunkt; die im Ganzen wenig kritische Arbeit enthält Angaben über die Bildung der Spindeln durch Degradation und Zerreissung, über Neubildung von Chromoplasten aus dem Zellplasma u. a. m. Immerhin enthält sie auch manche brauchbare Einzelbeobachtung.

In der Hauptsache richtiger als die Arbeit Fritsch's sind die ebenfalls ziemlich umfangreichen Untersuchungen A. Meyer's (1883); durch dieselben wurde der von mir bereits nachgewiesene stetige genetische Zusammenhang der Chromoplasten mit anderen Chromatophoren bestätigt, ferner ebenfalls die Ansicht vertreten, dass die Spindeln, Dreiecke u. s. w. ihre Entstehung einem Krystallisationsprozess verdanken. Während ich aber als den krystallisirenden Körper das Eiweiss auffasste, will A. Meyer für alle derartige Fälle ähnlich wie es Millardet bereits für die Tomate gezeigt hatte, die Krystallisation auf den Farbstoff zurückführen. Die Anschauungen, welche Meyer sich von diesem Krystallisationsprozess gebildet hat, sind jedoch, im Gegensatz zu denjenigen Millardet's, unklar und fehlerhaft, und zeigen, dass derselbe der für die Behandlung solcher Fragen unumgänglich nothwendigen Kenntnisse in der Krystallographie entbehrt; aus diesem Grunde hat er die Bedeutung der von mir nachgewiesenen Eiweisskrystallisation vollständig verkannt. Auch die rein anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Details sind in den meisten Punkten nicht correct, indem Meyer die allerdings überaus grosse Unbeständigkeit der Farbkörper, welche grosse Vorsicht bei der Untersuchung erfordert, nicht genügend beachtet hat. Nichtsdestoweniger hat jedoch A. Meyer, wie bereits gesagt, eine

richtigere Darstellung von Bau und Entwickelung der Farbkörper gegeben als Trécul, Weiss und namentlich Fritsch.

Immerhin ist trotz zahlreicher Untersuchungen bis jetzt unsere Kenntniss der Farbkörper sehr lückenhaft geblieben, und es schien mir der Mühe werth, dieselben einer erneuten Untersuchung zu unterwerfen, einerseits, um den genetischen Zusammenhang derselben mit anderen Chromatophoren an möglichst zahlreichen Fällen nochmals festzustellen, sodann, um die Ursachen der merkwürdigen Gestaltsveränderungen einer erneuten Prüfung zu unterwerfen, endlich, um den bis jetzt nicht näher untersuchten Modus der Farbstoffvertheilung im Chromoplasten womöglich klarzulegen. Chemische Fragen habe ich dagegen ganz unberücksichtigt gelassen oder nur ganz nebenbei erwähnt.

§ 2. Allgemeines über die Eigenschaften der Chromoplasten.

Ich habe im ersten Theil dieser Arbeit bereits gezeigt, dass die Bildung von Chromoplasten aus Leuko- und Chloroplasten von mehr oder weniger auffallenden Gestaltsveränderungen begleitet ist; die rundlich scheibenförmige Gestalt der Chloroplasten, die meist kugelförmige der Leukoplasten wird bei der Bildung nicht grüner Pigmente modificirt, — um so mehr, als nach stattgehabter Metamorphose das Wachsthum noch länger fortdauert. Aus den einfach gestalteten Leuko- und Chloroplasten sieht man dann oft bizarre, gelappte, verzerrte, überaus mannigfache, beinahe stets sehr dünnscheibenförmige Gestalten entstehen, deren Bildung jedenfalls blos auf actives Wachsthum des Chromatoplasma zurückzuführen ist, ähnlich wie bei den wunderbaren Formen, welche die anfangs runden Chromatophoren vieler Florideen bei zunehmendem Alter annehmen. Ausser diesen durch eigentliches Wachsthum des Stroma bedingten Gestaltsänderungen kommen andere vor, die zu noch auffallenderen Resultaten führen. Anstatt der rundlichen Chloro- und Leukoplasten finden wir bekanntlich in Blüthen und Früchten häufig schmale, regelmässige Spindeln, Stäbe, Nadeln, drei- und mehrspitzige Gebilde, die sogleich an Krystallformen erinnern. Diese Formen sind in der That durch die Anwesenheit eines oder mehrerer krystallinischer Einschlüsse bedingt, um welche das

Stroma des Chromatoplasten nur einen sehr dünnen Ueberzug bildet, so dass die Krytalle die Gestalt des ganzen Chromoplasten wesentlich bedingen. Auf diese Weise entstehen die merkwürdigen zwei- und mehrspitzigen Gebilde, die seit langer Zeit zu so vielen Untersuchungen Anlass gegeben haben.

Diese krystallinischen Einschlüsse sind bald Eiweiss- bald Farbstoffkrystalle. Ich hatte früher aus der Untersuchung einer Reihe von Fällen, wo Eiweisskrystalle unzweifelhaft die Ursache der Spindel- und Stabgestalten der Chromoplasten waren, voreilig geschlossen, dass es sich bei allen übrigen ähnlichen Gestalten ebenso verhalten würde; Millardet's Arbeit war mir leider entgangen. A. Meyer hingegen schloss, wie gesagt, aus seinen Untersuchungen, dass es sich in allen Fällen um Farbstoffkrystalle handelt, ähnlich also wie in der von Millardet untersuchten Tomate. Diese Anschauung ist für eine Reihe von Fällen in der That richtig, in dieser Verallgemeinerung aber durchaus nicht zutreffend. Erneute Untersuchungen haben mir jetzt gezeigt, dass in der That beide Vorgänge vorkommen, dass die krystallähnlichen Gestalten der Chromoplasten auf der Anwesenheit bald von Eiweiss, bald von Farbstoffkrystallen beruhen, ja dass es gewisse Pflanzenarten giebt, wo beiderlei Krystalle zusammen im selben Chromoplasten liegen (z. B. Neottia Nidus-Avis) oder nach einander in demselben auftreten und in verschiedenen Perioden dessen Gestalt bedingen. Die Vorgänge bei der Farbstoffkrystallisation stimmen in gewissen Fällen mit den von A. Millardet für die Tomate beschriebenen sehr gut, dagegen durchaus nicht, wie a priori selbstverständlich war, mit den Vorstellungen A. Meyer's überein.[1]) Diese bedürfen keiner Widerlegung; sie erledigen sich von selbst.

1) Nach diesem Autor soll das lebende plasmatische Stroma in dem Farbstoffkrystall eingeschlossen sein, das Pigment soll sogar in unsichtbaren Spuren oder auch in Form getrennter Körnchen und Tröpfchen, die dem Plasma eingelagert sind, doch bereits einen „Krystall" darstellen, der allmälig durch eine Art Intussuceptionsvorgang zu einem zusammenhängenden Ganzen wird; Krystalle, die in Folge ihres Plasmagehalts eine schlechte Ausbildung erhalten haben, contrahiren sich zu regelmässig ausgebildeten Krystallen, sobald Plasma aus ihnen herausgelöst wird u. s. f. Näheres Bot. Zeit. 1883, p. 814 f.

Nachdem einmal nachgewiesen war, dass die spindelförmigen und anderen spitzigen Gestalten der Chromoplasten auf der Anwesenheit von Krystallen beruhen, blieb es die Aufgabe weiterer Forschung, die Eigenschaften, die Verbreitung, den Entwickelungsmodus der Eiweiss- und Farbstoffkrystalle festzustellen. Ich habe darüber ausgedehnte Untersuchungen angestellt, deren Resultate, wie gesagt, den Gegenstand eines Theiles dieses Kapitels bilden.

Der Krystallisationsprozess, auf welchem die Bildung der Spindeln, Dreiecke, Stäbe und anderer in den Blüthen und Früchten häufiger Gestalten beruht, erstreckt sich keineswegs auf das ganze Chromatophor, derart also, dass, wie es A. Meyer glaubt, wenn der Farbstoff krystallisirt, das Stroma mitgerissen, in den Krystall eingeschlossen werde. Wo Farbstoffkrystalle gebildet werden, bestehen sie aus reinem Farbstoff ohne nachweisbare Einschlüsse von Plasma oder irgend eines anderen fremden Stoffes; sie sind von dem Stroma rings umgeben, selten demselben äusserlich befestigt. Ganz ähnliches gilt auch von den Eiweisskrystallen; dieselben bestehen aus reinem Eiweiss und enthalten nie Farbstoffeinschlüsse, wie ich es früher für gewisse Fälle annahm. Sie sind also ganz farblos und von dem pigmenthaltigen Stroma theilweise oder ganz überzogen oder sitzen demselben auch äusserlich auf, ähnlich wie bei vielen Leuko- und Chloroplasten.

In manchen Fällen ist die Entscheidung, ob der krystallinische Einschluss eines Chromoplasten aus Eiweiss oder Farbstoff bestehe, überaus leicht, indem beiderlei Krystallgebilde sich durch eine Reihe von Eigenschaften scharf unterscheiden, und daher, wenn sie hinreichend gross sind, sofort erkannt werden können.

Ausser 1. der ungleichen Farbe sind als Merkmale zu erwähnen:

2. das Verhalten gegen Reagentien. Die Eiweisskrystalle sind in Wasser überaus leicht quellbar, werden durch Alkohol, speciell Pikrin-Alkohol, gehärtet, können durch Farbstoffe tingirt werden, während die Farbstoffkrystalle in Wasser meist (immer?) unlöslich sind, in demselben nie aufquellen, von Alkohol häufig aufgelöst werden, Tinctionsmittel nicht aufnehmen.

3. Die Gestalt, die jedoch nur bei grossen, sonst leicht erkennbaren Krystallen in Betracht kommt.
4. Die Doppelbrechung, welche bei den Eiweisskrystallen überaus schwach, bei den Farbstoffkrystallen mittelstark ist.
5. Der Pleochroismus [1]). Die Farbstoffkrystalle sind überaus stark pleochroitisch, und wir haben in dieser Eigenschaft einerseits das sicherste Criterium, um in schwierigen Fällen Farbstoff- von Eiweisskrystallen zu unterscheiden, sodann, wie wir nachher sehen werden, das beste Mittel, winzige Farbstoffkörnchen auf ihre etwaige Krystallnatur zu prüfen.

Bevor ich auf diese letzte Eigenschaft, die den Kern meiner Untersuchungsmethode bildet und überhaupt von grossem Interesse ist, näher eingehe, muss ich zunächst die sonstigen physikalischen Eigenschaften der Farbstoff- und Eiweisskrystalle der Chromoplasten etwas näher besprechen.

Ganz ähnlich wie bei den Leuko- und Chloroplasten sind die Eiweisskrystalle der Chromoplasten bald isodiametrisch oder dicktafelförmig, und wahrscheinlich dem regulären System gehörig, bald stab- bis nadelförmig. Ihre Eigenschaften sind überhaupt ganz die

1) Da der Pleochroismus (auch vielfach, aber unrichtig, Dichroismus genannt), bis jetzt für die botanische Forschung gar nicht in Betracht gekommen ist, mag hier die Definition, welche Groth in seiner Physikalischen Krystallographie (Leipzig 1876) von dieser übrigens jedem mit der Mineralogie etwas vertrauten bekannten Erscheinung giebt, mitgetheilt werden: „Die Farbe, welche ein Stoff durch Absorption den hindurchgehenden weissen Lichtstrahlen verleiht, wird seine Körperfarbe genannt. Es liegt nun auf der Hand, dass diese nur dann nach allen Richtungen im Körper die gleiche sein kann, wenn auch die Fortpflanzung der Schwingungen aller beliebigen Richtungen in gleicher Weise, also gleich schnell, vor sich geht; dies ist aber unter den Krystallen nur der Fall bei der ersten Klasse, der optisch isotropen. Bei denen der zweiten und dritten Abtheitheilung, den ein- und zweiaxigen, sind die optischen Elasticitätsverhältnisse nach verschiedenen Richtungen verschieden, also auch die Art der Absorption, ebenso wie ihre Stärke; bei diesen sind Lichtstrahlen, welche eine gleich dicke Schicht, aber in verschiedener Richtung, durchlaufen haben, verschieden hell und verschieden gefärbt. Die letztere Eigenschaft, nach verschiedenen Richtungen verschiedene Farbe zu zeigen, welche also nur den doppeltbrechenden Krystallen zukommen, nennt man Pleochroismus." — Wegen weiterer Details und der Untersuchungsmethoden muss auf das genannte Werk Groth's, p. 121 ff., verwiesen werden.

gleichen wie bei den übrigen Chromatophoren, und man findet, wie bereits früher erwähnt, zuweilen innerhalb derselben Pflanze Eiweisskrystalle in resp. an Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten. Durch die regulären Krystalle wird die Gestalt der letzteren nicht oder nur unbedeutend beeinflusst; man findet solche Würfel oder Oktaëder, die denjenigen von Canna und den „Pyrenoiden" der Algen gleichen, u. a. in den orange-gelben Bracteen von Strelitzia Reginae und wohl bei Orobanche. Im Grossen und Ganzen scheinen sie nicht sehr häufig zu sein; es ist jedoch möglich, dass gewisse Einschlüsse, über deren Natur ich nichts feststellen konnte, hierher gehören (z. B. in den Chromoplasten der Blüthen der Gesneraceen).

Viel häufiger und für unsere jetzige Fragestellung wichtiger sind die Eiweissstäbe und Nadeln, die in Blüthen und Früchten eine ziemlich grosse Verbreitung haben und durch Dehnung des Stroma, den Chromoplasten mehr oder weniger regelmässige Spindel- und Stäbchengestalten verleihen; sie sind namentlich häufig und schön bei den Orchideen, man findet sie ausserdem in den Blüthen nnd Früchten anderer Gewächse. (Vgl. § 3, die Zusammenstellung von Beispielen: Maxillaria triangularis, Chrysanthemum phoeniceum, Ranunculus Steveni und die systematische Uebersicht § 4.)

Die Farbstoffkrystalle erreichen nur selten dieselbe Grösse wie die Eiweisskrystalle. Die grössten kommen in der Möhre vor und übertreffen allerdings manchmal auch die grössten Eiweisskrystalle. Nicht viel kleiner als diejenigen der Möhre sind die Krystalle der Tomate. Ihrer Gestalt nach sind die Farbstoffkrystalle der Chromoplasten zuweilen tafel- bis stabförmig, dabei rechteckig oder rhombisch (Möhre, vgl. Beispiel § 3, Tomate); diese grossen Krystalle befinden sich in den Chromoplasten meist einzeln. In den meisten Fällen sind die Farbstoffkrystalle ausserordentlich dünn und zart, meist hin und her gebogen, und in Mehrzahl zu einem wirren Büschel angehäuft, in dem Stroma der Chromoplasten eingebettet; manchmal werden von jedem Chromoplasten fünfzig und mehr solche haardünne Nadeln gebildet. (Vgl. § 3, Sorbus aucuparia.)

Die krystallographisch-optische Untersuchung ergab in denjenigen Fällen, wo sie überhaupt anwendbar war (Möhre), dass die Krystalle dem rhombischen System angehören, und es ist wahrscheinlich,

dass das Gleiche auch von den übrigen Fällen gelten wird. Die Farbstoffkrystalle zeigen nämlich eine solche Aehnlichkeit ihrer physikalischen, namentlich optischen Eigenschaften, dass ich kaum zweifeln kann, dass sie alle einer isomorphen Gruppe angehören; chemisch identisch sind die Farbstoffkrystalle allerdings nur, und zwar nicht immer, innerhalb einer Gattung oder zuweilen Familie; andererseits kommt es vor, dass in derselben Pflanze, nicht selten in derselben Zelle, zuweilen sogar im selben Chromoplasten, verschiedene Farbstoffe gebildet werden, — ein Punkt, über welchen ich nachher zurückkommen werde.

Die physikalischen Aehnlichkeiten und Unterschiede der Farbstoffkrystalle der Chromoplasten können folgendermaassen kurz resumirt werden — unter Hinweis auf die in § 3 zusammengestellten Beispiele:

1. Gestalt. Die Krystalle der Möhre und diejenigen der Tomate, die einzigen, welche hinreichend gross und gut ausgebildet sind, um eine Bestimmung ihres Systems und ihrer Formen annähernd zu ermöglichen, zeigen eine auffallende Uebereinstimmung in ihren Gestalten; sie stellen in beiden Fällen sehr merkwürdig geformte Gebilde dar, die so viel Aehnlichkeit mit einander zeigen, dass die Krystalle der Möhre und diejenigen der Tomate durch einander gemengt, kaum noch zu unterscheiden wären. Bei beiden Pflanzen sind flach-stabförmige Gestalten vorherrschend, die meist in sonderbarer Weise gebogen und gefaltet sind, besonders häufig röhrenartige Gebilde darstellen. Auch bei den haardünnen Krystallen der meisten sonstigen Fälle finden wir dieselbe Neigung, sich hin und her zu krümmen, wieder. Das Auftreten dieser Krümmungen und Faltungen ist vor Allem auf die ungünstigen äusseren Umstände bei der Krystallisation zurückzuführen. O. Lehmann[1]) hat das Auftreten krummer Formen bei den verschiedensten Substanzen beobachtet, als er dieselben in sehr viscoser Lösung krystallisiren liess und wir können mit Sicherheit das Auftreten der merkwürdigen Unregelmässigkeiten der Gestalt bei den Farbstoffkrystallen der Chromoplasten auf denselben Factor zurückführen. Dagegen spricht die grosse Uebereinstimmung in diesen Anomalien der Gestalt dafür,

1) Ueber das Wachsthum der Krystalle. Zeitsch. für Krystallographie, Bd. 1.

dass die Krystalle sehr ähnlichen Wachsthumgesetzen gehorchen, also isomorph oder mindestens morphotropisch sind.

2. Farbe. Dieselbe ist bei weitaus in der Mehrzahl der Fälle orange-gelb, selten roth, bei Neottia nidus-avis braun. Orange-gelbe und rothe Farbstoffkrystalle kommen zuweilen in derselben Zelle zusammen vor (Möhre, Früchte von Lonicera xylosteum) und zeigen eine solche Aehnlichkeit in ihren sonstigen physikalischen Eigenschaften und ihrem Verhalten gegen Reagentien, dass es keinem Zweifel unterliegt, dass sie nahezu übereinstimmende, isomorphe Verbindungen darstellen. Bei unserer geringen jetzigen Kenntniss der Pflanzenfarbstoffe wäre auch eine blosse Vermuthung über die näheren chemischen Beziehungen dieser Körper zu einander ganz gegenstandslos.

3. Doppelbrechung. Dieselbe schien bei sämmtlichen von mir untersuchten Farbstoffkrystallen ungefähr gleich stark zu sein. Verglichen mit anderen krystallinischen Körpern des Zellinhalts, ist die Doppelbrechung viel stärker als bei den Eiweisskrystallen, aber bedeutend schwächer als bei den Kalkoxalatraphiden. Die Auslöschung ist parallel resp. senkrecht zur Längsaxe der Nadeln, wie bei den optisch einaxigen und den rhombischen Krystallen.

4. Die auffallendste Eigenschaft der Farbstoffkrystalle aber und diejenige, welche am meisten für eine nahe Zusammengehörigkeit derselben spricht, ist ihr äusserst starker Pleochroismus. Bei allen Farbstoffkrystallen ist die Absorbtionsfarbe parallel der Längsaxe der Nadel oder des Stäbchens intensiv orange-gelb resp. roth, senkrecht zur Längsaxe sehr hell, beinahe weiss, und zwar für beide senkrecht zur Längsaxe befindlichen Elasticitätsaxen nicht sehr verschieden. In anderen Worten werden parallel der mit der Längsaxe zusammenfallenden optischen Elasticitätsaxe bestimmte Strahlengattungen viel stärker absorbirt, als die übrigen, während parallel den beiden übrigen Elasticitätsaxen die Absorbtion für die verschiedenen Theile des Spectrum nahezu gleich ist; ein merklicher Unterschied zwischen beiden letzteren Axen ist bei den Krystallen der Möhre vorhanden und würde sich wohl jedenfalls auch bei den anderen Farbstoffkrystallen feststellen lassen. Die Erscheinung wiederholt sich in identischer Weise bei allen Farbstoffkrystallen der Chromoplasten, soweit ich sie untersucht habe; eine solche

Uebereinstimmung lässt sich nur durch die Annahme eines ganz ähnlichen Molekulargefüges, wie es allein bei isomorphen Krystallen denkbar ist, erklären, und dieser Schluss wird, wie eben gezeigt, durch die übrigen physikalischen Aehnlichkeiten noch wesentlich unterstützt.

Praktisch, für die mikroskopische Erkennung der Farbstoffkrystalle, ist der Pleochroismus, wie gesagt, von grösster Wichtigkeit. Durch denselben verrathen sich manchmal in spindelförmig-gestreckten Chromatophoren, äusserst dünne und zarte, ganz und gar vom farbstoffhaltigen Stroma verdeckte und im gewöhnlichen Lichte ganz unsichtbare Krystallnadeln (Beispiel: Tydaea hybrida); noch mehr, ich habe in den Früchten von Solanum dulcamara ganz winzige Farbstoffeinschlüsse, die sich von amorphen Körnern oder Tröpfchen äusserlich nicht unterscheiden liessen, mit voller Sicherheit als Krystalle bestimmen können, obgleich dieselben zu klein waren, um zwischen gekreuzten Nicols ein deutliches Interferenzbild hervorzurufen; zum Ueberfluss wurde diese Bestimmung durch das Auffinden einzelner etwas grösserer, deutlich stabförmig gestalteter und doppelbrechender Krystalle nachträglich bestätigt (Beispiel 16, § 3).

Wir haben also in dem Pleochroismus ein überaus empfindliches und untrügliches Merkmal, mit Hülfe dessen es eine leichte Aufgabe geworden ist, die Anwesenheit von Farbstoffkrystallen, auch wenn sie bei den stärksten Vergrösserungen nur als winzige Körnchen erscheinen, festzustellen, — vorausgeseszt natürlich, dass sämmtliche Farbstoffkrystalle der Chromatophoren deutlich pleochroistisch seien, worüber, nach meinen sehr ausgedehnten Untersuchungen, kaum ein Zweifel bestehen dürfte.

Auch mit Hülfe dieser überaus empfindlichen Methode zeigte sich die Anwesenheit von Farbstoffkrystallen auf relativ wenige Chromoplasten beschränkt. Bei weitem in der Mehrzahl der Fälle sind die Pigmente der Chromoplasten nicht krystallinisch. Die häufigste Farbe der Chromoplasten, die stroh- bis citronengelbe, wie sie so vielen Blüthen namentlich aus den Familien der Ranunculaceen, Cruciferen, Rosaceen, Compositen u. s. f. zukommt, wird nie durch ein krystallinisches Pigment bedingt; da wo solche gelbe Chromoplasten stab- oder spindelförmig gestaltet sind, liegen stets Eiweisskrystalle, nicht Farbstoffkrystalle als Einschlüsse vor. Rothe

Pigmente (Hochroth, Carminroth, Rosenroth) werden selten durch Chromoplasten erzeugt; sie sind dann meist amorph, zuweilen (Möhre, Früchte gewisser Solaneen und von Lonicera xylosteum) krystallinisch. Häufig dagegen krystallisiren die orange-gelben bis ziegelrothen Pigmente; dieselben sind im nicht krystallisirten Zustande sogar relativ selten. Die braune Färbung ist bei den höheren Pflanzen überhaupt wenig häufig und wird meist durch Combination verschiedener Farben erzielt, namentlich durch Chlorophyll mit rothem oder violettem Zellsaft. Braune Pigmente werden jedoch in seltenen Fällen durch Chromoplasten erzeugt, amorph in der Blüthe von Amsinckia intermedia, krystallinisch bei Neottia nidus-avis.

Unsere Kenntniss der chemischen Eigenschaften der Farbstoffe der Blüthen und Früchte ist vorderhand noch sehr mangelhaft, obgleich, dank der regen Bewegung, die sich auf diesem Gebiete zu zeigen beginnt, baldige nähere Auskunft zu erwarten ist.[1]) Vorläufig möge es noch erlaubt sein, sie nach ihrer Farbe zusammenzustellen. Demnach sind in Blüthen und Früchten folgende durch Chromoplasten bedingte Färbungen beobachtet worden:

Roth (Hochroth, Weinroth, Carminroth, Rosenroth). Bei den höheren Pflanzen werden rothe Pigmente bekanntlich selten durch Chromoplasten erzeugt: Amorph in den fertilen Sprossen gewisser Equisetum-Arten, den Blüthen von Aloë- und Adonis-Arten, Loasaceen, Tritoma Uvaria, in der Frucht von Bryonia dioica, Arum-Arten, Lonicera tatarica, im Arillus von Taxus baccata. — Krystallisirt in der Möhre, in der Frucht von Lonicera xylosteum, Lycopersicum esculentum, Solanum dulcamara.

Orange-gelb. Amorph in der Blüthe von Lycaste aromatica, in der Frucht von Bryonia dioica; krystallisirt in der Blüthe von gewissen Gesneraceen, Tropaeolum, in den Früchten und Scheinfrüchten gewisser Solaneen, Rosaceen (Rosa, Sorbus, Pyrus), Lonicera xylosteum, in der Wurzel von Daucus Carota, im Arillus von Evonymus europaeus, in den Bracteen von Strelitzia Reginae.

Gelb. Stets amorph.

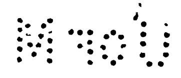
Braun. Amorph bei Amsinckia intermedia; krystallisirt in Stengel, Blüthen und Früchten von Neottia nidus-avis.

1) A. Hansen. Ueber Blüthenfarbstoffe. Würzburg 1884.

Hiermit schliesst die Reihe der an Chromoplasten gebundenen Farbstoffe. Zwar findet man manche Angaben in der Litteratur, aus welchen entnommen werden könnte, dass auch blaue und violette Farbstoffe an Chromoplasten gebunden vorkommen. Die Nachuntersuchung solcher Fälle hat mir jedoch gezeigt, dass es sich dabei stets um Inhaltsbestandtheile des Zellsafts oder häufiger noch um blaue Vacuolen im farblosen Plasma handelt. Der bekannteste Fall dieser Art sind die blauen Kugeln in den Perigonblättern von Strelitzia Reginae, die nichts anderes sind als Vacuolen, aber aus anderen Gründen, über welche ich nachher zurückkommen werde, hier nähere Berücksichtigung zu finden verdienen, so dass ich mir erlaube, den diesbezüglichen Passus aus meiner früheren Arbeit hier unter entsprechender Modifikation der Nomenclatur zu reproduciren: „Die blauen Kugeln, die schon Mohl in den Perigonblättern von Strelitzia Reginae beobachtet hat, sind kleine Vacuolen. Dass sie keine Chromoplasten sind, beweist schon der Umstand, dass nach Behandlung mit Alkohol der blaue Farbstoff von dem Plasma aufgenommen wird und an Stelle der Kugeln Hohlräume (d. h. von farbloser Flüssigkeit erfüllte Vacuolen) übrig bleiben. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass wirklich nur kleine, von blauem Zellsaft erfüllte Vacuolen vorhanden sind. Die jungen, weissen Perigonblätter enthalten einen netzförmigen Plasmakörper, dessen Hohlräume von wässerigem, farblosem Zellsaft erfüllt sind. Später nimmt der letztere eine schwach röthliche Farbe an, die jedoch recht bald in Blau übergeht und allmälig dunkler wird. Man kann auf beliebigen Zuständen, vermittelst Zuckerwasser, die Vacuolen zum Contrahiren bringen, und dieselbe dunkele Farbe wie in den ausgewachsenen Perigonblättern erhalten.“

Die von Hildebrand[1]) beschriebenen blauen Kugeln von Billbergia amoena sind ebenfalls blos Vacuolen. Am bestimmtesten über das Vorkommen blauer Chromatophoren hatte sich Trécul[2]) ausgesprochen; nach diesem Autor sollen nämlich die Chromoplasten der reifenden Tollkirsche blaue Farbe annehmen. Diese Angabe

1) l. c.
2) l. c. p. 147 u. 160, Taf. V, Fig. 143.



wurde von A. Meyer[1]) bekämpft und ich habe mich ebenfalls überzeugt, dass eine Blaufärbung der Chloroplasten nicht eintritt, diese vielmehr noch in der reifen Frucht ihre grüne Farbe beibehalten haben[2]).

Auch die namentlich bei Delphinium und Glaucium vorkommenden blauen, dendritenartigen Krystallaggregate sind Producte des Zellsaftes, die zu den Chromatophoren in keinerlei Beziehung stehen.

Die blauen und violetten Farbstoffe sind also stets Producte des Zellsafts und das Gleiche gilt in den meisten Fällen auch von den rothen, die jedoch, wie eben gezeigt, zuweilen an Chromoplasten gebunden sind. Umgekehrt werden die gelben und orange-gelben Pigmente mit wenigen Ausnahmen von Chromoplasten erzeugt[3]).

In der grossen Mehrzahl der Fälle ist nach dem Gesagten das Pigment der Chromoplasten nicht krystallisirt. Nähere Untersuchung zeigt, dass, auch in diesen Fällen, das Pigment nicht an dem Chromatoplasma chemisch gebunden oder demselben auch nur innig und gleichmässig vermengt ist; stets stellt dasselbe vielmehr selbstständige Einschlüsse im ganz farblosen, plasmatischen Stroma des Chromoplasten dar, ähnlich etwa wie Stärkekörner oder Oeltropfen. Diese Einschlüsse sind kugelig und wahr-

1) Chlorophyllkorn, p. 12.

2) Ueber blaue und violette Kugeln s. ferner die anfangs citirten Arbeiten von Weiss.

3) Die in der Litteratur enthaltenen Angaben über das Vorkommen gelben Zellsafts sind im Verhältniss zu dem überaus häufigen Vorkommen der gelben Farbe als sehr spärlich zu bezeichnen und beruhen zudem noch theilweise auf Irrthümern.

Ich kann das Vorkommen gelben Zellsaftes für folgende Fälle bestätigen resp. angeben:

Mimoseen, Astragalus vulpinus, Opuntia Rafinesquiana, Sideritis hyssopifolia, Antirrhinum majus, Linaria aureo-purpurea, Calceolaria Chelidonoides, Cephalaria leucantha, Centaurea Centaurium, Dahlia variabilis, gelbe Rosen, gelbe Mesembryanthemum-Arten, Crocus sativus.

Orange-gelben Saft fand ich bei Dichisma ciliatum.

Ueber das Vorkommen gelben Zellsaftes siehe die citirten Arbeiten von Hildebrand, Weiss, Prantl, Strasburger, Bot. Practicum p. 61. Ueber orangegelben Zellsaft Hildebrand l. c. p. 63. Ueber braunen Zellsaft id. p. 66. Strasburger l. c. p. 61 u. 242. A. Meyer, Bot. Zeit, 1883, Sp. 506.

scheinlich flüssig; letzteres muss ich für viele Fälle daraus schliessen, dass nach Resorbtion des Stroma die Pigmentkügelchen zu grösseren Tropfen verschmelzen. Mit Rücksicht auf die Chlorophylleinschlüsse der Chloroplasten, über welche im folgenden Kapitel berichtet werden soll, mögen diese Pigmenttröpfchen als Grana bezeichnet werden; zwar ist dieser von A. Meyer für die Farbstoffeinschlüsse der Chromoplasten vorgeschlagene Name nicht sehr passend, indem man von flüssigen „Grana“ nicht wohl reden kann; eine neue Bezeichnung für diese Einschlüsse, welche nothwendig auch auf die Chloroplasten ausgedehnt werden müsste, würde aber die auf dem Gebiet der Chromatophoren schon herrschende Confusion der Terminologie noch vermehren und soll daher, da sie nicht absolut nothwendig ist, vermieden werden.

Diese Grana sind von dem farblosen Chromatoplasma rings umgeben, bald gleich, bald ungleich gross, — ihr Durchmesser je nach der Pflanzenart bedeutenden Unterschieden unterworfen. Ebenfalls sehr wechselnd ist ihre relative Anzahl. Innerhalb eines und desselben Pflanzentheils, z. B. eines Blumenblattes, ist bekanntlich oft die Farbenintensität nicht überall die gleiche, und dieser Umstand beruht nicht blos auf der ungleichen Anzahl und Grösse der Chromoplasten, sondern auch, und manchmal noch mehr, auf der ungleichen Menge der Grana im Verhältniss zum farblosen Stroma. Die Chromoplasten einer und derselben Zelle enthalten dagegen stets ungefähr die gleiche Anzahl Grana.

In farbstoffreichen Chromoplasten sind die Grana sehr dicht gedrängt, nur durch dünne Chromatoplasma-Platten von einander getrennt und entweder gleichmässig oder, und zwar ist dies der gewöhnlichere Fall, hauptsächlich peripherisch im Stroma angeordnet. Sehr häufig sind bei scheibenförmigen Chromoplasten die Grana hauptsächlich im Randtheil des Stroma angehäuft oder sogar auf denselben beschränkt, so dass ein tief gefärbter schmaler Rahmen einen farbstoffarmen Mitteltheil umgiebt (vgl. Beispiel 1 u. 4, § 3). Diese Erscheinung kommt hauptsächlich bei farbstoffarmen Chromoplasten zum Vorschein; sie ist jedoch, auch bei solchen, keineswegs ganz allgemein. Man findet vielmehr bei gewissen Pflanzen Chromoplasten, die nur ganz wenige, aber unregelmässig zerstreute, von einander durch grosse plasmatische Zwischenräume

getrennte, Grana enthalten (z. B. Equisetum arvense, Beispiel 2, § 3 Taf. III, Fig. 25 u. 26, Chara). Diejenigen Chromoplasten, die Grana in geringer Anzahl enthalten, sind besonders instructiv, indem sich an denselben die Art der Vertheilung des Farbstoffes mit voller Sicherheit feststellen lässt. Nähere Untersuchung solcher Fälle zeigt nämlich in evidenter Weise:

1. Dass der Farbstoff in Form von Einschlüssen dem farblosen Stroma eingebettet ist.
2. Dass der Farbstoff nicht Plasmafasern überzieht oder imbibirt, sondern kleine Vacuolen als flüssige oder halbflüssige, zuweilen vielleicht feste Masse ausfüllt, ganz ähnlich wie das blaue Pigment im Plasmakörper der Perigonzellen von Strelitzia Reginae.

Manchmal allerdings sind die Grana so dicht gedrängt, dass die Farbe des Stroma nicht erkennbar ist; nicht selten sogar, aber beinahe nur in Chromoplasten von sehr blasser, namentlich gelber Farbe, sind die Grana nicht erkennbar. Die Anzahl der Fälle, wo die eben in ihren Hauptzügen beschriebenen und nachher an einigen Beispielen näher zu erläuternden Structurverhältnisse mit voller Evidenz erkennbar sind, sind zahlreich und mannigfach genug, um an die allgemeine Gültigkeit derselben keinen Zweifel bestehen zu lassen. In keinem einzigen Fall war eine wirkliche Ausnahme, eine Structur, die sich nicht auf das allgemeine Schema zurückführen liesse, trotz ausgedehnten Untersuchungen, zu beobachten.

Es kann also kein Zweifel darüber bestehen, dass die Chromoplasten einen vacuoligen farblosen Plasmakörper, dessen Hohlräume von Farbstoff erfüllt sind, darstellen.

Was das Verhältniss der Grana zu den Farbstoffkrystallen betrifft, so besteht dasselbe einfach darin, dass erstere aus flüssigem oder doch jedenfalls amorphem, letztere aus krystallisirtem Farbstoff bestehen; höchst wahrscheinlich enthalten die Grana, wenigstens in vielen Fällen, ausser dem Farbstoff noch andere Substanzen. Die Krystalle sind meist bedeutend grösser als die Grana; es giebt jedoch, wie bereits früher erwähnt, in den Chromoplasten gewisser Pflanzen, namentlich Solaneenfrüchte, Farbstoffkrystalle, welche die Grösse von Grana nicht oder kaum übertreffen. Es scheint mir jedoch auf keinen Fall zweckmässig, den Ausdruck Grana auch auf

die Krystalle auszudehnen, und die Entscheidung wird nach der vorher beschriebenen Methode keine Schwierigkeiten machen. Grana und Krystalle gleicher Färbung sind manchmal im selben Chromoplasten vereinigt, so namentlich schön bei Tropaeolum und bei Tydaea hybrida (Beispiel 14 u. 15 § 3); in anderen Fällen, mit grösster Deutlichkeit bei Neottia nidus-avis, ist der ganze Farbstoff krystallisirt. Meist tritt der Farbstoff zuerst in Form von Grana auf, um erst später ev. zu krystallisiren, z. B. bei Hemerocallis fulva; zuweilen jedoch ist der Farbstoff, sobald er überhaupt sichtbar wird, bereits krystallinisch, wie z. B. bei Strelitzia Reginae.

Ob mehrere Pigmente nebeneinander im selben Chromoplasten sich befinden, ist in der Regel schwer zu entscheiden, indem wir nicht wissen, ob die Grana blos ein einziges oder mehrere Pigmente enthalten; man hat ja aus den Chlorophyllkörnern mehrere Farbstoffe extrahirt, von welchen angenommen wird, dass sie im lebenden Korn bereits existiren. Zuweilen kann man jedoch die Anwesenheit von zwei Farbstoffen innerhalb eines und desselben Chromoplasten direct beobachten, so in der Frucht von Lycopersicum esculentum oder noch besser von Solanum dulcamara, wo gelbe Grana mit rothen Krystallen vereinigt sind. Selten sind Uebergangsstufen zwischen Chloro- und Chromoplasten, wo Chlorophyll und nicht grüne Farbstoffe direct unterscheidbar sind, z. B. Aloë-Arten.

Ungleichfarbige Chromoplasten in derselben Zelle kommen in der Möhre, in der Frucht von Lonicera xylosteum vor (Beisp. 11 u. 12, Taf. III, Fig. 28); in beiden Fällen ist der Farbstoff krystallisirt, theils orange-gelb, theils roth, beiderlei Krystalle aber, soweit untersucht, nie im selben Chromoplasten vereinigt.

Ungleichfarbige Chromoplasten in demselben Pflanzentheil, aber nicht derselben Zelle, sind eine häufigere Erscheinung. Ein schönes Beispiel dieser Art ist die Frucht von Bryonia dioica, deren Epidermis und subepidermale Zellschicht rosenrothe, das Fruchtfleisch orange-gelbe Chromoplasten enthält (Fig. 22, Taf. III). Weitere Fälle dieser Art, über welche nachher etwas ausführlicher berichtet werden soll, sind die Blumenblätter von Adonis flammeus, Esscholtzia californica, Loasa bryonifolia u. a. m.

Chromoplasten, die im Lauf ihrer Entwickelung ihre Farbe ändern, habe ich blos bei Tritoma Uvaria kennen gelernt,

wo die in der Knospe dunkelrothen Chromoplasten in der offenen Blüthe gelb werden. Es bleiben jedoch auch in letzterer die Chromoplasten in gewissen Zellen roth.

Die Entwickelungsgeschichte der Chromoplasten ist, abgesehen von der Bildung von Eiweiss- und Farbstoffkrystallen, sehr gleichartig. Sie entstehen stets nachweisbar durch Metamorphose anderer Chromoplasten, zuweilen Leukoplasten, meist Chloroplasten. Diese Chloroplasten sind in den Blüthen meist sehr arm an Chlorophyll, in Früchten stets dunkler, oft intensiv grün gefärbt. Mit wenigen Ausnahmen (Blüthen von Iris Pseudo-Acorus, Hypanthium von Rosa u. a.) erzeugen die Chromatophoren, aus welchen Chromoplasten entstehen sollen, mehr oder weniger grosse Mengen von Stärkekörnern, welche häufig nach stattgefundener Metamorphose während einiger Zeit fortfahren zu wachsen, um in der grossen Mehrzahl der Fälle, kurz vor der Anthese resp. Fruchtreife, beinahe ganz zu verschwinden. Die Fälle, wo offene Blüthen (Ranunculus, Digitalis ochroleuca) oder reife Früchte (Sorbus aria-aucuparia nach Meyer, Arum-Arten) noch grössere Mengen Stärke enthalten, sind selten und letztere scheint dann mit dem Organ, in welchem sie liegt, abzufallen. Die biologische Bedeutung dieser Stärkeanhäufung ist im letzteren Falle theilweise unklar; bei Ranunculus kommt ihr eine wichtige und sehr abnorme Bedeutung zu, als Reflector für das Licht, wie nachher (Beispiel 9, § 3) des Näheren gezeigt werden soll. Was die vor der Anthese resp. Fruchtreife verschwindende Stärke betrifft, so wird sie im ersteren Fall ohne Zweifel bei der raschen Streckung der Innenseite der Petala, durch welche das Aufblühen bedingt wird, als Bau- und Athmungsmaterial verwendet und ist dementsprechend hauptächlich, oder auch oft ausschliesslich, an der Innenseite der Blumen- und Kelchblätter angehäuft. Ob eine directe genetische Beziehung des Pigments zur Stärke existirt, will ich dahin gestellt lassen, obgleich eine solche mir für gewisse Fälle wahrscheinlich ist.

Ueber die Genese des Farbstoffes bei der Metamorphose der Leuko- oder Chloroplasten zu Chromoplasten habe ich nichts sicheres feststellen können. Grüne Chromatophoren pflegen überaus blass zu werden, wenn sie es nicht bereits von vornherein waren, bevor sie eine andere Farbe annehmen. Der Bildung orange-gelber Farb-

stoffe scheint diejenige rein-gelben Xanthophylls häufig vorauszugehen; aus den anatomischen Daten lässt sich jedoch absolut nichts sicheres über die Beziehungen der Pigmente der Blüthen und Früchte zum Chlorophyll entnehmen.

Mit der Bildung des Pigments ist meist, wie es A. Meyer bereits hervorgehoben hat, eine mehr oder weniger bedeutende, jedoch nur sehr allmälig vor sich gehende Abnahme des Stroma verbunden. Viele Chromatophoren nehmen im Chromoplastenzustand noch sehr bedeutend an Grösse zu, ihr Stroma wird aber doch lange vor dem Tod der Zelle vollständig resorbirt. In Vegetationsorganen haben die Chromoplasten eine viel längere Existenz und erzeugen Stärke während längerer Zeit und oft in ausgiebiger Weise; sie spielen dann dieselbe Rolle wie sonst Leukoplasten, d. h. sie bilden Stärke auf Kosten schon assimilirter Stoffe.

Nach dem Verschwinden des Stroma liegen in Blüthen und Früchte die Grana ungelöst übrig und liegen frei im Zellplasma, oder verschmelzen zu formlosen Klumpen oder auch zu einer flüssigen Inhaltsmasse, die wohl zu manchen Angaben über gelben Zellsaft Anlass gegeben haben wird. Manchmal erleidet der Farbstoff dann chemische Modifikationen, wie an der Aenderung der Farbe sichtbar wird (z. B. Tropaeolum). Offene Blüthen und reife Früchte sind daher zur Untersuchung der Chromoplasten durchaus ungeeignet; die meisten früheren Untersuchungen sind hauptsächlich an solchen angestellt worden und haben daher zu wenig brauchbaren Resultaten geführt.

Ausser den Grana, den Eiweiss- und Farbstoffkrystallen und den Stärkekörnern, können noch andere Einschlüsse im Stroma der Chromoplasten eingebettet sein; so kommen in den Blüthen von Iris Pseudo-Acorus kleine, dicht gedrängte, bei Oncidium janeirense grosse, vereinzelte, farblose Oeltropfen vor. Die rosenrothen Chromoplasten der Staminodien von Loasa bryonifolia enthalten stäbchenförmige, anscheinend krystallinische Einschlüsse, deren Natur ich nicht festgestellt habe.

Ueber die Beziehungen der Structurverhältnisse der Chromoplasten zur systematischen Verwandtschaft lässt sich nicht viel Allgemeines sagen. Wo bei derselben Pflanzenart Blüthen und Früchte Chromoplasten enthalten, sind sie von einander ganz verschieden.

Die einzige mir bekannte Ausnahme ist Neottia nidus-avis; bei Physalis Alkekengi besitzen die Chromoplasten im rothen persistirenden Kelch und in der gleichgefärbten Frucht Farbstoffkrystalle von ganz gleichen Eigenschaften; immerhin aber sind dieselben sehr ungleich gross. Irgend welche Beziehungen zwischen den Farbkörpern bei Blüthen und Früchten, etwa bei der Tomate, sind nicht vorhanden. Vergleicht man die gleichwerthigen Organe verschiedener Pflanzenarten, so findet man in der That innerhalb gewisser Gattungen und sogar Familien manche Aehnlichkeit, so bei Lonicera, den Solaneen, Rosaceen. Die gelben Chromoplasten der Blüthen sind einander überhaupt sehr ähnlich, immerhin ist die Aehnlichkeit bei verwandten Formen meist viel grösser als bei ganz verschiedenen. Aehnlichkeiten und Unterschiede beziehen sich nicht blos auf die Farbe, die bei gewissen Gruppen überaus unconstant ist, sondern auch über Grösse und Gestalt des Stroma, Grösse und Vertheilung der Grana. Näheres über diese Verhältnisse befindet sich am Schluss dieses Kapitels, in der systematischen Uebersicht der untersuchten Fälle.

Zunächst seien aber an einigen ausgewählten Beispielen die im Vorhergehenden in ihren Hauptzügen dargestellten Verhältnisse des feineren Baues und der Entwickelung, bei den krystallführenden Chromoplasten auch die Untersuchungsmethoden, des Näheren geschildert, wobei ich manche Daten dem Vorhergesagten hinzuzufügen haben werde.

§ 3. Beispiele.

1. Aloë verrucosa (Taf. III, Fig. 24).

Die rothe Färbung der Kelche, der Blüthenstiele und des oberen Theils der Blüthenaxe bei dieser Pflanze und den anderen ähnlich gefärbten Aloë-Arten wird nicht, wie bei den meisten roth gefärbten Organen, durch rothen Zellsaft, sondern vielmehr durch rothes Pigment enthaltende Chromoplasten bedingt.

Diese Chromoplasten sind flach, unregelmässig scheibenförmig-eckig und enthalten, in dem völlig farblosen und sehr zarten Stroma eingebettet, dunkel carmin-rothe Tröpfchen oder Körnchen (Grana), die, je nach dem Pflanzentheil oder der Gewebeart, mehr oder weniger

zahlreich sind. Zur Untersuchung besonders geeignet sind die Blüthenstiele und Achsentheile; in den peripherischen Zellschichten sind die Chromoplasten sehr klein und wurmartig gestreckt, viel grösser in den tieferen Parenchymschichten. In den oberen lebhaft roth gefärbten Theilen der Blüthenaxe liegen die rothen Grana in der ganzen Masse des meist stärkeführenden Stroma unregelmässig zerstreut; in den mehr nach der Basis liegenden, schwächer gefärbten Theilen sind die rothen Grana ganz vereinzelt inmitten grüner; wir haben also Mittelformen zwischen Chromoplasten und Chloroplasten vor uns. In den Blüthenstielen sind in gewissen Zellen die Chromoplasten farbstoffreich und die Grana in der ganzen Masse des Stroma vertheilt, jedoch mit entschiedener Bevorzugung des Randes. In anderen Zellen endlich sind die Grana nur oder beinahe nur in dem Randtheil des Stroma eingebettet, während die Mitte desselben, soweit ihr die Grana fehlen, vollständig farblos ist. Die Chromoplasten von Aloë bestehen also unzweifelhaft aus farblosem Chromatoplasma mit eingelagerten rothen Grana, und dass diese Grana Pigmentkörnchen oder -Tröpfchen sind und nicht gefärbte Plasmafäserchen, davon kann man sich mit vollständiger Evidenz überzeugen.

Ein noch viel schöneres Object als das eben beschriebene, ist für die Feststellung der Vertheilung des Farbstoffes in den Chromoplasten

2. Equisetum arvense (Taf. III, Fig. 25—26).

Diese Pflanze ist die einzige der Klasse der Pteridophyten angehörige Art, bei welcher ich Chromoplasten beobachtet habe; letztere verleihen den fertilen Sprossen ihre fleischfarbene Färbung, fehlen aber den sterilen Sprossen ganz. Aehnlich wird sich allem Anscheine nach das mir nicht zugängliche Equisetum Telmateja verhalten.

Die Chromoplasten kommen bei Equisetum arvense sowohl den Schild- wie den Stengelgeweben zu. Im Stengel entbehren die äusseren Zellschichten des Farbstoffs gänzlich; ihre Chromatophoren sind ganz farblos und enthalten kleine Körnchen, deren Natur ich nicht feststellen konnte. In den tiefer gelegenen Parenchymzellen hingegen sind dem ebenfalls gänzlich farblosen Stroma carmin-

oder eher weinrothe Grana von kugeliger Gestalt und wechselnder Grösse eingebettet. Die Anzahl der Grana in jedem Chromoplasten ist wechselnd, meist gering, so dass dieselben durch sehr breite Plasmastreifen von einander getrennt sind. Ihrer Farbe nach stimmen sie nicht ganz mit denjenigen von Aloë überein, obgleich aus praktischen Gründen auf der Tafel dieselbe Farbe verwendet wurde. Die Gestalt der Chromoplasten ist meist länglich, ihre Anzahl in jeder Zelle gering. (Fig. 25.)

In den Schildern besitzen die Chromoplasten (Fig. 26) die gleiche Structur wie im Stengel; sie sind jedoch durchschnittlich kleiner und die farbigen Grana nicht in ihrer ganzen Masse vertheilt, sondern hauptsächlich zu einer excentrisch gelegenen Gruppe angehäuft. Der Rest des Chromoplasten entbehrt der Einschlüsse vollständig und ist ganz farblos. Nähere Untersuchung über die Entwickelung dieser Chromoplasten habe ich der vorgeschrittenen Jahreszeit wegen nicht anstellen können.

Also auch hier ist in deutlichster Weise der Farbstoff in Form von runden Körnchen oder Tröpfchen dem ganz farblosen plasmatischen Stroma des Chromatophor eingebettet.

3. Adonis flammeus.

Die tief scharlach- oder blutrothe Farbe mehrerer Adonis-Arten beruht auf der Anwesenheit entsprechend gefärbter Chromoplasten, welche sich blos in der Epidermis befinden, während das übrigens sehr schwach entwickelte Parenchym, in geringer Anzahl, blassgelbe Chromoplasten enthält. Ihrer Gestalt nach sind diese Gebilde sämmtlich unregelmässig rundlich und mehr oder weniger flach scheibenförmig.

Die Färbung der Blüthe ist nicht eine gleichmässige, sondern vielmehr an der Innenseite der Petala bedeutend tiefer als an der Aussenseite, welche, namentlich an der Basis, nur sehr schwach gefärbt erscheint. Gerade in den farbstoffarmen Theilen sind die Chromoplasten am besten zur näheren Untersuchung geeignet. Das Pigment ist ähnlich wie in den vorher besprochenen Fällen in Form von Grana entwickelt, welche in den blässeren Blüthentheilen sehr ungleichmässig und in geringer Anzahl dem plasmatischen Stroma eingebettet sind; die der Grana entbehrenden Theile des Chromo-

plasten sind, ähnlich wie in den bisher besprochenen Fällen, vollständig farblos; namentlich pflegt eine grössere grana-freie und dementsprechend auch gänzlich farblose Stelle mehr oder weniger die Mitte des Chromoplasten einzunehmen; es zeigt sich also hier, wie bei Aloë, eine Bevorzugung der Peripherie der Chromoplasten durch die Grana, — eine Erscheinung, welche wir überaus häufig wieder antreffen werden. In den tiefer gefärbten Blüthentheilen liegen die Grana dicht gedrängt in der ganzen Masse des Chromoplasten, von einander nur durch dünne Stromastreifen getrennt.

Die Grana befinden sich stets innerhalb des sehr zarten Stroma in Brown'scher Bewegung begriffen, und zwar ist die Erscheinung auch an ganz unversehrten Petala zu beobachten, so dass sie nicht als eine Folge der Präparation zu betrachten ist. Nach dem Eintritt von Wasser in die Zelle nimmt diese Bewegung bedeutend zu, indem das Stroma erheblich aufquillt; man sieht dann auch oft ein Verschmelzen der Grana zu grösseren Kugeln stattfinden, woraus hervorzugehen scheint, dass die Grana flüssige Beschaffenheit besitzen. Diese Molekularbewegung zeigt auch, abgesehen von den sonstigen Beweisen, dass die Grana nicht von Farbstoff überzogene oder von solchem imprägnirte Theile des Stroma, sondern selbständige Einschlüsse sind.

Die rothen Chromoplasten der Epidermis entstehen aus ganz winzigen, farblosen oder vielleicht äusserst blass-grünen Chromatophoren, die gelben Chromoplasten des Parenchyms aus deutlich wenn auch sehr blass-grün gefärbten stärkeführenden Chloroplasten.

4. Oncidium amictum (Taf. III, Fig. 27).

Nirgendswo zeigt sich der Modus der Vertheilung des Farbstoffs in den Chromoplasten in so eclatanter, geradezu schematischer Weise, wie bei dieser gelbblüthigen Orchidee. Das Parenchym der Perigonblätter enthält grosse, rundlich- oder länglich-scheibenförmige Chromatophoren, die ein relativ dichtes Stroma besitzen, dessen Mitte ganz farblos ist und einige kleine Stärkekörner enthält, während seine Peripherie von einem Kranz perlschnurartig geordneter gelber Kugeln eingenommen ist. Diese Kugeln oder Grana, die etwas aus

dem Stroma hervorzuragen scheinen, sind ungefähr gleich gross und durch dünne Streifen des letzteren von einander getrennt.[1])

Die eben erwähnten Fälle, welchen manche andere, ganz ähnliche, hinzugefügt werden könnten, sind als besonders exquisite Beispiele gewählt und vorangestellt worden; sie entsprechen aber nicht ganz dem gewöhnlichen Sachverhalt. Bei Aloë verrucosa, noch mehr aber bei Adonis flammeus, haben wir gesehen, dass viele Chromoplasten von den Grana ziemlich dicht erfüllt, die Stromastreifen zwischen ihnen sehr dünn sind. Dieses ist der gewöhnlichere Fall; beinahe stets ist, ähnlich wie in den bisher besprochenen Fällen (mit Ausnahme von Equisetum), der Randtheil von einer Reihe sehr dichtgedrängter Grana erfüllt, welche, wenn ihre Farbe blass ist, kaum oder gar nicht von einander unterschieden werden können und einen mehr oder weniger homogenen dunkelen Rahmen darstellen.

Diesen gewöhnlichsten Modus der Farbstoffvertheilung zeigen uns u. a. in schöner Weise die Blüthen unserer gelben Ranunkeln, vieler Papilionaceen (z. B. Ulex- und Genista-Arten), Mimulus luteus, Columnea Schiedeana u. a. m., über welche ich nachher zurückzukommen haben werde.

Als schönes Beispiel dieser Art seien an dieser Stelle nur die Blüthenfarbkörper von

5. Amsinckia intermedia (Taf. III, Fig. 42),

einer Boraginee, hervorgehoben. Dank der dunkelbraunen Färbung der Grana treten die anatomischen Verhältnisse der übrigen, ganz typischen Chromoplasten schärfer hervor als bei den gelben, wo die viel blasseren Grana sich viel weniger leicht von dem farblosen Chromatoplasma abheben. Leicht erkennt man bei Amsinckia, dass der dunkle Rahmen aus dicht gedrängten, kugeligen Grana besteht, während der innere Theil seine hellere Färbung einem spärlicheren Gehalt an Grana verdankt. Zugleich bieten uns diese Chromoplasten ein schönes Beispiel der sich, auch ohne Krystallisationsprozess, bei

1) In der Epidermis des Labellum findet man in den sonst ähnlich beschaffenen Chromoplasten innerhalb peripherischen Kranzes zahlreiche Stärkekörner und zwischen denselben vereinzelte Grana.

der Umwandlung von Chloroplasten in Chromoplasten abspielenden Gestaltsveränderungen; aus rundlich-scheibenförmigen blassen Chloroplasten entstehen mannigfach gelappte, sonderbar gestaltete Gebilde.

Wegen der sehr merkwürdigen Gestaltveränderungen, die, anscheinend ohne Krystallisationsprozess, die Chromatophoren bei ihrer Metamorphose zu Chromoplasten erleiden können, ist

6. Tulipa Gesneriana,

welcher sich Narcissus Pseudo-Narcissus anschliesst, einer besonderen Besprechung werth.

Die Chromoplasten sind hier gelb gefärbt, unhomogen-körnig, ohne dass es jedoch möglich sei, die farbigen Grana und das farblose Stroma von einander deutlich zu unterscheiden, — eine Folge der sehr blassen Färbung des Pigments. Auffallend ist die Gestalt dieser Gebilde; dieselbe ist gestreckt, mehr oder weniger stabförmig, gerade oder krumm, in manchen Tulpenvarietäten und bei Narcissus zierlich-regelmässig, in anderen Fällen mehr oder weniger unregelmässig. Im Wasser quellen diese Stäbchen zu hohlen Kugeln auf. Sowohl das Parenchym wie die Epidermis sind farbstoffhaltig.

Abweichend von den meisten übrigen Fällen entstehen diese Chromoplasten aus gänzlich farblosen Chromatophoren. Die Untersuchung junger Zustände — am besten eignet sich die Epidermis — zeigt, dass sämmtliche Zellen von kleinen Stärkekörnern vollgestopft sind. Dieselben besitzen sehr ungleiche Grösse, sie sind zwei- oder dreitheilig zusammengesetzt und sitzen sehr kleinen und zarten, rundlichen Leukoplasten auf. Nach einiger Zeit verschwindet die Stärke zum grössten Theil, während die Chromatophoren an Grösse zunehmen, dabei ihre rundliche Gestalt beibehaltend, um sich etwas später allmälig in die Länge zu strecken und von nun an nur noch in einer Richtung zu wachsen. Da wo Stärkekörner vorhanden sind, liegen sie den Enden der Stäbchen auf. Letztere sind oft zunächst farblos; manchmal jedoch tritt die Bildung des gelben Farbstoffs bereits vor Beginn der Streckung auf.

Die auffallendsten Gestaltveränderungen werden aber, wie bereits gesagt, durch Krystallisation entweder von Eiweiss oder von Farbstoff oder von beiden zugleich vermittelt.

Chromoplasten mit Eiweisskrystallen. Farbstoff nicht krystallisirt.

7. Maxillaria triangularis (Taf. III, Fig. 8—9).

Einer der schönsten hierher gehörigen Fälle ist diese, hier und da in Gewächshäusern cultivirte, braunblüthige Orchidee, deren Farbkörper mir früher die hauptsächliche Stütze zu der Ansicht, dass die Längsstreckung der Chromoplasten auf Eiweisskrystallisation beruhe, gebracht hatten. Erneute Untersuchung mit besserem und reichlicherem Material und besseren optischen Hülfsmitteln veranlasst mich zu einigen Modificationen meiner früheren Angaben.

Krystallführende Chromoplasten sind stellenweise in allen Theilen der Blüthe vorhanden, jedoch meist nur in wenigen Zellen; am besten sieht man sie in der Epidermis der basalen Theile der Innenseite der äusseren Perigonblätter, während in den übrigen Epidermiszellen die Krystalle stellenweise ganz fehlen und im Parenchym noch seltener sind; nur in der subepidermalen Schicht kommen sie häufiger vor und erhalten, dem Stärkebildungsmodus entsprechend, eine sonderbare, hantelförmige Gestalt[1]). Da wo Krystalle vorhanden sind, kommen sie sämmlichen Chromatophoren der Zelle ausnahmslos zu. Dass es Blüthen giebt, die mehr, andere, die weniger Krystalle enthalten, scheint mir nach meinen bisherigen Beobachtungen unzweifelhaft.

Die Krystalle sind denjenigen von Phajus vollständig gleich; sie sind ebenfalls ganz farblos und von farbstoffhaltigem Chromatoplasma überzogen; der sehr dünne Ueberzug verdeckt übrigens gewöhnlich nur einen Theil des Krystalls, meist ist er blos auf einer Seite entwickelt. Der Farbstoff ist deutlich in Form von gelben Grana dem farblosen Stroma eingebettet. Ausser dem Pigment erzeugt das Chromatoplasma noch kleine Stärkekörner, welche iedoch durchaus nicht allen Epidermiszellen zukommen, und meist blos an den Enden des Krystalls, da wo auch die gelben Grana hauptsächlich angehäuft sind, sich befinden.

In den Parenchymzellen hingegen sind die Chromoplasten sehr stärkereich und bilden, da, wo sie Krystalle enthalten, einen oder

1) Vgl. Schimper, l. c. Taf. I, Fig. 49.

zwei Klumpen, welche, den Enden des Krystalls befestigt, demselben eine merkwürdige hantelförmige Gestalt verleihen.

Die Chromoplasten der Blüthenepidermis von Maxillaria entstehen aus ganz farblosen Leukoplasten (Fig. 9), die in jeder Hinsicht mit denjenigen von Phajus grandifolius übereinstimmen.

Aehnlich wie in den Vegetationsorganen sind auch in den Blüthentheilen Eiweisskrystalle bei den Orchideen häufig und ich werde nachher bei Neottia, sodann noch in der Uebersicht, solche Fälle anzuführen haben.

Ein schönes und von mir bereits ebenfalls früher beschriebenes Beispiel ähnlicher Art ist

8. Chrysanthemum phoeniceum (Taf. III, Fig. 18—19).

Die gelben Röhrenblüthen dieser viel cultivirten Zierpflanze enthalten Chromoplasten, die in den Hauptpunkten mit denjenigen von Maxillaria triangularis übereinstimmen. Hier auch krystallisirt ein grosser Theil des Eiweiss des Chromatophor, wobei der Farbstoff ganz und gar in dem Stroma verbleibt, ohne in den Krystall aufgenommen zu werden.

Ebenso wie bei Maxillaria sind die Zellen nur theilweise krystallhaltig; Krystalle fehlen in den Zipfeln sowie an der Basis der Röhre, kommen aber allen mittleren Zellen zu. Die krystallführenden Chromatophoren sind in der Innen- und der Aussenepidermis der nur aus diesen zwei Zellschichten bestehenden Röhre ungleich ausgebildet; an der Innenseite finden wir lange farblose Nadeln, an welchen, meist blos auf einer Seite, und zwar nicht auf der ganzen Länge derselben, gelbe Körnchen oder Tröpfchen befestigt sind; nähere Untersuchung zeigt, dass diese Grana dem meist auf eine sehr dünne Schicht reducirten und schwer nachweisbaren Stroma eingebettet sind, zuweilen jedoch ist das Stroma in Form von einem oder zwei länglichen dicken Klümpchen ausgebildet und dann leicht erkennbar. Der farblose Krystall ist ziemlich stark lichtbrechend, sehr vergänglich, wird aber durch Pikrinsäure, Alkohol, namentlich durch die früher mehrfach erwähnte Mischung beider ziemlich gut fixirt.

In der Aussenepidermis sind die Krystalle bedeutend kürzer und dünner, das Stroma dementsprechend viel stärker entwickelt.

Die Krystallnadel liegt seitlich, vielleicht auch manchmal innerhalb des Chromoplasten, in welchem die gelben Grana leicht erkennbar sind. Sehr häufig sind zwei Chromoplasten am selben Krystall befestigt, was dadurch zu Stande gekommen ist, dass nach Bildung des Krystalls eine Theilung des Chromatophor eintrat, und die Producte derselben dem Krystall haften blieben; einen ähnlichen Ursprung haben jedenfalls auch die hantelförmigen Gebilde, die ich bei Maxillaria erwähnt habe.

Die Zipfel der Röhrenblüthen enthalten blos gelbe Körnchen, die an der Innenseite regellos vertheilt und meist in lebhafter, molekularer Bewegung begriffen, an der Aussenseite theilweise durch spärliche Ueberreste des Chromatophor zusammengehalten sind. Die mehrschichtige Basis der Blüthe endlich enthält beinahe farblose stärkeführende Chromatophoren, die in der untersten Zone der Krystalle ganz entbehren, weiter nach oben mit einem kleinen Krystall versehen sind, dessen Grösse um so mehr zunimmt, als man sich der mittleren Zone der Röhre mehr nähert.

Die Entwickelung dieser Gebilde lässt sich leicht verfolgen. An den sehr blassen oder beinahe farblosen jungen Chromatophoren wird, durch Krystallisation eines kleinen Theils des Eiweiss des Stroma, eine anfangs sehr kleine und dünne Nadel gebildet, während das Stroma allmälig den Farbstoff erzeugt und nicht selten Theilungen unterliegt, wodurch, wie gesagt, die eigenartigen Hantelgebilde (Fig. 18) zu Stande kommen. Der Krystallisationsprozess hört in der Aussenepidermis früh auf, während in der Innenepidermis allmälig beinahe das ganze Eiweiss zur Krystallbildung verwendet und das Stroma dementsprechend auf spärliche Ueberreste reducirt wird.

Die Chromoplasten bilden zuweilen in ihrer Jugend Proteïnkrystalle, welche ihnen nur vorübergehend eine langgestreckte Gestalt verleihen. Das exquisiteste Beispiel dieser Art ist, soweit meine Untersuchungen reichen,

9. Ranunculus Steveni (Taf. III, Fig. 44),

dessen Farbkörper noch in mancher Hinsicht von Interesse sind.

Die Chromoplasten sind, ähnlich wie in den meisten sonstigen Fällen, auch bei dieser Ranunkel, hauptsächlich in den Epidermis-

zellen angehäuft. Besonders zur Untersuchung geeignet ist die Aussenseite der Petala, wo auch allein die eben erwähnten Proteïnkrystalle vorübergehend auftreten. Im fertigen Zustande liegen die Chromoplasten der Epidermis der Aussenseite der Petala dicht gedrängt, nur durch schmale Plasmastreifen von einander getrennt, der Innenwand an; sie sind sehr zart, dünn-scheibenförmig, unregelmässig gelappt und gezackt, oft in die Länge gezerrt. Der Farbstoff liegt hauptsächlich dem Randtheile ein, der als schmaler, dunkeler Rahmen einen helleren Mitteltheil umgiebt. Bei schwächerer Vergrösserung erscheint dieser Rand homogen; unter günstigen Umständen, mit den besten optischen Hülfsmitteln, löst sich derselbe in eine Reihe dicht gedrängter, gelber Grana auf, die nur durch äusserst schmale Plasmastreifen von einander getrennt sind. Der helle innere Theil erscheint ebenfalls bei unzureichender Vergrösserung homogen, bei der Untersuchung mit starken Oel-Immersionssystemen aber derb punktirt; man kann manchmal deutlich die gelben, unregelmässig vertheilten Grana von dem farblosen Stroma unterscheiden und mit vollständiger Sicherheit den Schluss ziehen, dass die Vertheilung des Farbstoffs die gleiche ist wie in den bisher besprochenen Fällen. Dass in diesem Falle die Structur weniger scharf zum Vorschein tritt, rührt blos von der blassen Färbung der Grana her. (Fig. 44.)

Im Parenchym, die subepidermale Innenschicht ausgenommen, sind ebenfalls Chromoplasten vorhanden, welche zwar kleiner und bedeutend weniger zahlreich als in der Epidermis der Aussenseite sind, aber ähnliche Gestalten und ungefähr den gleichen feineren Bau besitzen; jedoch ist bei ihnen der Farbstoff bedeutend spärlicher und der peripherische Kranz gelber Grana scheint manchmal den ganzen Farbstoffgehalt dieser Chromoplasten darzustellen. In der Nähe der Gefässbündel sind wiederum die Chromoplasten grösser, zahlreicher und dunkeler gefärbt.

In den Epidermiszellen der Innenseite sind bei offenen Blüthen, auch solchen, die noch nicht bestäubt sind, geformte Chromoplasten gar nicht mehr erkennbar. Die ganze Zelle ist erfüllt von einer gelben, glänzenden, homogenen oder häufig von kleinen Vacuolen erfüllten und daher schaumigen Flüssigkeit. Noch kurz vor der Anthese jedoch enthalten diese Zellen äusserst dicht gedrängte, von Stärkekörnern vollgestopfte Chromoplasten, zwischen welchen

das Cytoplasma gar nicht zum Vorschein kommt; an der Aussenwand hingegen und an den Seitenwänden liegen sie mehr vereinzelt. Unmittelbar vor dem Aufblühen werden die Stärkekörner aufgelöst, offenbar, um für das Wachsthum der Innenseite, durch welches das Oeffnen der Blüthe bewirkt wird, das nöthige Material zu liefern. Zieht man offenen Blüthen die Epidermis der Innenseite der Petala ab, so kommt eine rein-weisse, porzellanartig glänzende Oberfläche zum Vorschein. Diese merkwürdige, wohl bekannte Erscheinung wird dadurch bedingt, dass die Zellen der subepidermalen Schicht ganz vollgestopft sind von kleinen Stärkekörnern, des gelben Pigments aber ganz entbehren. Die stärkehaltige farbstofffreie Zellschicht ist es, welche den Petala dieser Ranunkel, und soweit meine Untersuchungen reichen, auch der übrigen Arten, ihren Glanz und ihre Opacität verleihen. Die Petala sind an der Basis durchscheinend und kaum glänzend; die Grenze zwischen dem unteren matten und dem oberen glänzenden Theil ist eine sehr scharfe und entspricht, wie die nähere Untersuchung lehrt, dem unteren Rande der Stärkeanhäufung. An der Basis nämlich enthalten die subepidermalen Zellen keine oder sehr kleine und spärliche Stärkekörner; dementsprechend fehlt derselben auch der starke Glanz und die Opacität des oberen Theils. Die Cuticula ist dünn, nur schwach glänzend und trägt kaum zur Erhöhung des Glanzes der Petala bei.

Die Kelchblätter enthalten spärlichere Chromoplasten, die denjenigen der Petala ähnlich sind.

Die Entwickelung der Chromoplasten von Ranunculus Steveni ist in den Hauptzügen folgende:

Junge Petala von ca. 1 mm Länge enthalten in allen ihren Zellen beinahe farblose, überall stärkehaltige kleine Chloroplasten. Bald jedoch wird die Stärke aufgelöst; Petala von 2 mm Länge enthalten solche nur noch in den Zellen, die an Gefässbündel grenzen und im Basaltheil.

In der Epidermis der Aussenseite lässt sich die Entwickelung am besten verfolgen, indem in derselben Stärke nicht mehr gebildet wird. Die Chromoplasten sind daselbst nach dem Auflösen der letzteren zuerst stabförmig, und zwar verdanken sie diese Gestalt einem ganz farblosen stabförmigen Proteïnkrystall. Der Farbstoff

wird zuerst an der Peripherie der Chromatophoren sichtbar, in Form sehr kleiner, gelber, kranzartig geordneter Tröpfchen oder Körnchen. Die Krystalloide werden bereits, bevor die Knospen und Chromoplasten ihre definitive Grösse erreicht haben, aufgelöst, jedoch nicht überall zu gleicher Zeit; sie haben keinen Einfluss auf die definitive Gestaltung der meisten Chromoplasten, welche vielmehr im fertigen Zustande den gelben Chromoplasten der meisten Blüthen vollkommen gleichen. Ueberhaupt weicht mit Ausnahme der Krystalloidbildung und der subepidermalen Stärkeschicht, die Entwickelung der Chromoplasten von Ranunculus Steveni, in keinem wesentlichen Punkte, von derjenigen anderer Blüthen ab.

Chromoplasten mit Eiweiss- und Farbstoffkrystallen.

Den schönsten Fall dieser Art habe ich an den schon häufig aber unrichtig beschriebenen Chromoplasten von

10. Neottia nidus-avis (Taf. III, Fig. 15—17)

kennen gelernt.

Diese Pflanze besitzt Leukoplasten und braun gefärbte Chromoplasten; Chloroplasten fehlen ihr gänzlich. Erstere kommen den unterirdischen und den basalen oberirdischen Stengeltheilen sowie den Placenten und Ovula zu; die Chromoplasten befinden sich in dem Gipfel der Axe, in den Perigonblättern und der Fruchtwand. Ueber die schuppenförmigen Blätter habe ich keine Untersuchungen anstellen können, da sie an meinen Exemplaren bereits vertrocknet waren.

Wie bei so vielen anderen Orchideen, erzeugen die Chromatophoren von Neottia nadelförmige Eiweisskrystalle, welche, dem Stroma seitlich befestigt, scheinbar von demselben nicht umgeben sind. Aehnlich wie in den übrigen Fällen kommen diese Krystalle nicht der ganzen Pflanze zu; sie fehlen den basalen Theilen meist, wenn auch nicht immer ganz, während sie von der Mitte der Axe aufwärts beinahe überall vorhanden sind. Wie in sonstigen Fällen, besitzt jedes Chromatophor nur einen einzigen Eiweisskrystall, der, wie bei den übrigen Orchideen, äusserst unbeständig ist. Unter dem Einfluss des Wassers quillt er zuerst unter Verkürzung zu einem

dicken Stäbchen auf und schmilzt dann zu einem glänzenden Tropfen, der allmälig verschwindet.

In der Mitte der Axe sind nur Leukoplasten vorhanden, die in dem oberen Drittheil allmälig in Chromoplasten übergehen; es treten nämlich, bei gleichbleibender Grösse und Gestalt, in dem farblosen Stroma je eine oder meist mehrere braune Krystallnadeln auf, die, wie nähere Untersuchung zeigt, aus reinem Farbstoff, ohne Beimischung von Eiweiss, bestehen (Fig. 16). Zunächst ist die Anzahl und Grösse dieser Kryställchen eine geringe, und sie scheinen ihrer ganzen Länge nach in dem Stroma eingeschlossen zu sein; im obersten Theil der Axe, namentlich aber in den Blüthen und der Fruchtwand sind sie grösser und zahlreicher (Fig. 17). Ich habe wegen des vorgerückten Zustandes meines Materials hauptsächlich die jungen Früchte untersucht.

Die Chromoplasten der Fruchtwand und des Perigons besitzen, ähnlich wie diejenigen der Axe, ein ganz farbloses und zwar sehr zartes Stroma. Demselben eingelagert sind mehrere nadelförmigen Krystalle, die sich, ausser durch ihre braune Farbe, auch durch ihre grössere Beständigkeit von den Eiweisskrystallen unterscheiden. Sie sind nicht quellbar, zerfallen aber allmälig im Wasser; sie werden von Alkohol und Pikrinalkohol aufgelöst, während der Eiweisskrystall, welcher ausser den Farbstoffkrystallen meist ebenfalls vorhanden ist, durch diese Reagentien gehärtet wird und namentlich in Pikrinalkohol scharf hervortritt. In manchen Zellen übrigens fehlen die Eiweisskrystalle ganz; die Chromoplasten enthalten dann nur Farbstoffkrystalle. Wo die Eiweisskrystalle vorhanden sind, sind sie ebenso wie im Stengel, stets in Einzahl, aber kürzer als in letzterem, obgleich sie meist beiderseits aus dem Stroma und über die braunen Farbstoffnadeln hervorragen. Die Farbstoffnadeln sind in der Fruchtwand stets in Mehrzahl dem farblosen Stroma der Chromoplasten eingebettet, entweder zu einem Büschel vereinigt und mit einander sowie dem Eiweisskrystall ungefähr parallel, oder sie bilden zwei oder drei Gruppen, die sich unter wechselnden Winkeln schneiden, und, das sehr zarte Stroma verzerrend, dem Chromoplast eine drei- oder mehreckige Gestalt verleihen (Fig. 17). Zwischen den Farbstoffkrystallen liegen meist, dem Stroma eingebettet, Stärke-

körner, die in den äusseren Zellen spärlich und klein, in den tieferen Geweben zahlreich und gross sind.

Nirgendswo zeigt sich eine Spur von Chlorophyll; es ist ganz klar, dass die Grünfärbung, welche die Neottia unter dem Einfluss verschiedener Reagentien annimmt, nicht daher rühren kann, dass das Chlorophyll dem braunen Farbstoff mechanisch beigemengt, von demselben aber verdeckt wäre; eine solche Mischung würde nicht krystallisiren. Die Ergrünung beruht vielmehr entweder auf der Spaltung oder einer sonstigen Modification des braunen Pigments.

Ein weniger schönes, aber doch instructives Beispiel bieten uns die Chromoplasten der Früchte von

11. Lonicera xylosteum.

Bis auf die letzten Stadien der Entwickelung stimmen die Chromoplasten dieser Art mit denjenigen von L. tatarica im Wesentlichen überein; da ich nun von letzterer Art viel besseres und reichlicheres Material besass, werde ich mich zunächst an dieselbe halten.

Die lebhaft roth gefärbten Früchte der in den Gärten sehr verbreiteten L. tatarica verdanken ihre Farbe beinahe ausschliesslich den in ihren Zellen massenhaft angehäuften Chromoplasten; rother Zellsaft kommt nur vereinzelten Zellen oder Zellgruppen zu. Ausser der typischen Form wird im hiesigen botanischen Garten eine Varietät mit orange-gelben Früchten cultivirt, welche entsprechend gefärbte Chromatophoren besitzt.

Die Früchte der Lonicera-Arten sind wegen der grossen Weichheit ihres Fleisches, der Zartheit ihrer Zellwände und der Unbeständigkeit ihrer Chromoplasten sehr unbequeme Untersuchungsobjecte, an welchen wirklich unversehrte Zellen nicht eben leicht aufzufinden sein. Am besten eignen sich zur Untersuchung die Epidermis und die subepidermale Parenchymschicht.

In nicht ganz reifen Früchten, deren Fleisch noch nicht dieselbe Weichheit wie im fertigen Zustande besitzt und deren Chromoplasten auch nicht ihre definitive Färbung erhalten haben, ist die gestreckte Gestalt viel gewöhnlicher, in der Epidermis und den subepidermalen Schichten sogar allgemein.

Die Streckung des Chromoplasten wird durch einen ganz farb-

losen Eiweisskrystall bewirkt, dessen Form eine überaus regelmässige, schmal-rhombische bis nadelförmige ist. Leicht sichtbar ist dieser Krystall namentlich in den Früchten der rothen Varietät, wo er sich durch seine glänzend weisse Farbe scharf von dem pigmenthaltigen Stroma abhebt, welches dem Krystall entweder in Form eines seitlichen Klumpens oder meist von zwei endständigen Kappen befestigt ist; im letzteren Fall ist die Mitte des Krystalls nur von einem sehr dünnen Ueberzug von Chromatoplasma bedeckt. In den orange-gelben Früchten tritt der Krystall, in Folge der blassen Färbung, meist weniger deutlich hervor, sehr schön jedoch, sobald bei eintretender Desorganisation das aufquellende Stroma sich von demselben abhebt; der Eiweisskrystall ist nämlich hier resistenter gegen Wasser, als sonst der Fall ist, und kommt, wenn das Chromatophor eben aufzuquellen beginnt, vorübergehend in schönster Weise zum Vorschein. Geeignet zum Nachweis des Krystalls ist wie gewöhnlich auch hier Pikrin-Alkohol. Ich möchte übrigens nicht behaupten, dass sämmtliche Chromoplasten dieser Früchte krystallhaltig seien; wo sie aber gestreckte Gestalt besitzen, ist es ausnahmslos der Fall.

Junge Früchte, die etwa die Hälfte ihres definitiven Durchmessers erreicht haben, sind bei der rothen Form häufig schön grün und enthalten in sämmtlichen Zellen kleine scheibenförmige Chloroplasten, die zum grossen Theil bereits einen Eiweisskrystall führen. In der Epidermis ist letzterer ausnahmslos vorhanden. Andere junge Früchte sind bei gleicher Grösse weiss oder nur stellenweise grün und enthalten in der Epidermis und den äussersten Parenchymschichten, anstatt der Chloroplasten, Leukoplasten mit relativ grossem Proteïnkrystall, um welchen das farblose Stroma nur einen zarten Ueberzug bildet. In den tieferen Schichten dieser Früchte sind die Chromatophoren blass-grün und zum grossen Theil ebenfalls mit Krystallen versehen.

Ganz ähnlich wie bei Lonicera tatarica verhält sich bis ungefähr zur Reife Lonicera xylosteum. Auch hier findet Krystallisation des Eiweiss und dadurch die Bildung wenig regelmässiger Spindeln und Stäbchen statt. Die Eiweisskrystalle werden in der reifen Frucht aufgelöst und dann treten in den überaus reducirten Chromoplasten Farbstoffkrystalle auf; dieselben erscheinen auch

bei stärkster Vergrösserung haardünn; sie sind in Mehrzahl in jedem Chromoplasten vorhanden, hin und her gebogen und zu einem kleinen Büschel vereinigt. Bei aufmerksamer Beobachtung erkennt man, dass diese Krystallbüschel nicht alle gleiche Farbe besitzen, die einen sind mehr rosenroth, andere orangefarbig; bei der Zartheit dieser Gebilde ist allerdings der Unterschied nicht sehr auffallend. Die optischen Eigenschaften der Krystalle sind diejenigen, die ich für die Farbstoffkrystalle der Chromatophoren überhaupt dargestellt habe, also relativ starke Doppelbrechung, parallele Auslöschungen und auffallender Pleochroismus; je nachdem die Längsaxe oder die dazu senkrechte Richtung mit der Schwingungsrichtung im Nicol zusammenfällt, erscheint der Krystall farbig oder farblos [1]).

Chromoplasten mit Farbstoffkrystallen. Keine Eiweisskrystalle.

Bei weitem das schönste Beispiel für die Bildung von Farbstoffkrystallen durch Chromoplasten bieten die Wurzeln von

12. Daucus Carota (Taf. III, Fig. 28—31)

und zwar nur diejenigen der roth-gelben cultivirten Varietäten, nicht diejenigen der wildwachsenden Form, welche keine Chromoplasten, sondern Leukoplasten enthalten. Für die Untersuchung sind namentlich die peripherischen Parenchymschichten geeignet. In den grossen dünnwandigen Zellen derselben liegen, meist in geringer Anzahl, dem wandständigen Plasma eingebettet oder quer durch das Zelllumen gestellt, krystallinische Gebilde verschiedener Gestalt und Farbe. Letztere ist theils orange-gelb, theis rein roth. Die Gestalten sind meist rechteckig, quadratisch oder häufiger ver-

1) Das von mir früher als L. xylosteum untersuchte Objekt (Botan. Zeit. 1883) war L. tatarica und an meiner Darstellung habe ich in der Hauptsache nur weniges zu ändern gehabt. Eine kurze aber doch im Wesentlichen unrichtige und auf ganz unhaltbaren Vorstellungen beruhende Beschreibung der Entwickelung der Chromoplasten von Lonicera xylosteum hat A. Meyer (Chlorophyllkorn p. 46) gegeben. Die zuerst entstehenden Spindeln, welche A. Meyer irrigerweise auf Farbstoffkrystallisation zurückführt, sollen unter dem Einfluss des sauren Zellsafts in Krystalle mit scharfen Ecken und Kanten übergehen. Die Widerlegung dieser sonderbaren Annahme ist nicht nothwendig.

längert, tafelförmig bis schmal-stabförmig. Die Tafeln sind meist sehr dünn, bandartig, flach oder gewöhnlich hin und her gebogen oder gefaltet; längere bandartige Gebilde sind häufig hobelspanartig eingerollt. Die Stäbe sind meist rinnenförmig gebogen; beide Ränder können einander sogar derartig genähert sein, dass Röhren zu Stande kommen. Ein Stab oder Band kann streckenweise gerade sein und an einem Ende in eine Spirale übergehen.

Neben rechtwinkligen Gestalten kommen auch solche vor, die an einem Ende schief abgestumpft oder sogar unregelmässig gezackt sind; dünne Stäbe sind nicht selten an einem Ende zu einer Spitze verjüngt, so dass sie pfriemenförmige Gebilde darstellen. Endlich kommen auch, wenngleich seltener, regelmässige Rhomben vor, deren Ecken zuweilen, und zwar sowohl die spitzen wie die stumpfen, gerade abgestumpft sein können.

Diese Gebilde sind ziemlich stark doppelbrechend und zwar besitzen die rechteckigen Formen genau parallele, die rhombischen genau diagonale Auslöschungen.

Gestalten und optische Eigenschaften zeigen zur Genüge, dass diese Gebilde Krystalle sind, und zwar geht, namentlich aus dem optischen Verhalten, mit Sicherheit hervor, dass sie dem rhombischen System angehören. Als Krystalle sind sie auch bereits früher von mir und von A. Meyer erkannt worden. Fritsch, der sie ebenfalls näher untersucht hat, war gleichfalls anfangs geneigt, an die Krystallnatur derselben zu glauben, bis „ihre Bandform an einigen Exemplaren, die in den Zellen, in welchen sie ihrer bedeutenden Länge wegen nicht Raum fanden, hobelspanartig aufgerollt war, beobachtet werden konnte." (!)

Die Krystalle bestehen aus reinem Farbstoff. Von Husemann[1]) ist aus der Möhre ein krystallisirender Farbstoff extrahirt worden, den er als Carotin bezeichnet; diese Carotinkrystalle stimmen in Bezug auf mehrere ihrer Reactionen, z. B. namentlich der Löslichkeit unter Violettfärbung in Schwefelsäure, mit den in der Möhre enthaltenen überein und A. Meyer glaubt sich daher zum Schlusse berechtigt, dass die natürlichen Krystalle ebenfalls aus Carotin bestehen. Dagegen ist jedoch Mehreres einzuwenden. Einmal

1) Ueber Carotin und Hydrocarotin. Dissert. Göttingen 1860.

giebt es nicht einen, sondern zwei krystallisirende Farbstoffe in der Möhre, welche zwar in Reactionen und Gestalten einander sehr ähnlich sind, aber eine verschiedene Farbe besitzen; die einen sind von rein rother, die anderen von orange-gelber Farbe. Merkwürdigerweise ist dieser Umstand sowohl Fritsch wie A. Meyer entgangen und ich hatte denselben bei meiner früheren, allerdings wenig eingehenden Untersuchung dieser Gebilde, ebenfalls übersehen, obgleich der Farbenunterschied so gross ist, dass es unbegreiflich erscheinen würde, wie derselbe unbeachtet bleiben konnte; nun fand ich in der That bei der Untersuchung zahlreicher Möhrenvarietäten, dass die rothen Krystalle zuweilen sehr spärlich sind, in einigen wenigen Varietäten sogar ganz fehlen; in den meisten Fällen jedoch waren beiderlei Krystalle in ungefähr gleicher Menge und zwar in denselben Zellen vorhanden. Der einzige Gestaltsunterschied, den ich zwischen gelben und rothen Krystallen fand, war, dass letztere niemals in Gestalt von Rhomben auftraten und häufiger als die gelben ganz zarte gefaltete Platten und Bänder darstellten. Die rothen Krystalle gehören ebenso wie die gelben dem rhombischen System an, da bei ihnen aber nur Pinakoide beobachtet wurden, war natürlich ein Vergleich der krystallographischen Constanten nicht möglich. Husemann hat aus der Möhre nur einen Farbstoff dargestellt, und es würde sich zunächst fragen, mit welchem der beiden natürlich vorkommenden derselbe übereinstimmt; seiner Beschreibung lässt sich nichts Bestimmtes darüber entnehmen. Die von Husemann angeführten Reactionen stimmen aber nicht in allen Punkten mit denjenigen der natürlichen Krystalle überein und es geht daraus hervor, dass die letzteren nicht aus dem Husemann'schen Carotin bestehen können. Diese Substanz unterscheidet sich nämlich von den Möhrenkrystallen durch ihre beinahe vollständige Unlöslichkeit in heissem Alkohol, während letztere von demselben leicht aufgelöst werden. Erst eine sorgfältige chemische Untersuchung wird zeigen, welche Beziehungen zwischen dem Carotin und dem Farbstoff der Möhre bestehen.

Wegen der grossen Wichtigkeit der physikalischen Eigenschaften für eine solche Untersuchung und namentlich zum Vergleich mit den anderen Farbstoffkrystallen der Chromatophoren, mögen hier die leider spärlichen Daten, die ich über Krystallformen und optische

Eigenschaften der Möhrenkrystalle gewonnen habe, kurz zusammengestellt werden. Von besonderem Interesse sind die optischen Eigenschaften, welche wir in ganz ähnlicher Weise bei allen durch Chromatophoren gebildeten Farbstoffkrystallen wiederfinden und die neben anderen Eigenschaften dafür sprechen, dass wir es mit einer isomorphen (resp. morphotropischen) Gruppe zu thun haben.

Orange-gelbe Krystalle der Möhre.

Krystallsystem: rhombisch.
Axenverhältniss: ?

Mit Sicherheit erkannte Formen: oP, $\infty \bar{P} \infty$, $\infty \breve{P} \infty$, mP (∞P?).

Die vorherrschende Fläche der rhombischen Tafeln zur Basis gewählt, sind die Seitenflächen wahrscheinlich das Prisma (∞P), vielleicht eine spitze Pyramide (mP); die Abstumpfungen der Ecken gehören unzweifelhaft den Formen $\infty \bar{P} \infty$ und $\infty \breve{P} \infty$, welche letztere oft vorherrschende Krystallform ist. Die rechteckigen Tafeln und Stäbe bestehen aus $\infty \breve{P} \infty$ vorherrschend, $\infty \bar{P} \infty$ und oP untergeordnet, wie sich aus ihrem Pleochroismus, verglichen mit demjenigen der Rhomben, ergiebt.

Näheres über die Krystallformen der rothen Krystalle kann ich nicht mittheilen, wahrscheinlich kommen nur die drei Pinakoide bei ihnen vor.

Sowohl die gelben wie die rothen Krystalle besitzen einen sehr starken Pleochroismus; der Unterschied in der Absorbtion ist namentlich parallel der Makro- und Mikrodiagonale auffallend. Die rothen Rechtecke zeigen ein ganz ähnliches optisches Verhalten wie die gelben. Der Pleochroismus ist weniger auffallend bei den Rechtecken als bei den Rhomben.

Bei den gelben Krystallen ist die Absorbtionsfarbe parallel der Makrodiagonale dunkel orange-gelb, parallel der Mikrodiagonale beinahe weiss, so dass Krystalle, deren Mikrodiagonale mit der Schwingungsrichtung des Nicols zusammenfällt, gar nicht mehr vom umgebenden Plasma unterschieden werden können. Die Erscheinungen sind Fig. 30 u. 31 dargestellt. Die Farbe der rechteckigen Tafeln und Stäbe ist, wenn das Licht der einen und zwar der

langen Kante parallel schwingt, hellgelb, senkrecht dazu dunkelgelb; also ist die vorherrschende Fläche das Makropinakoid, die Längskante die Makrodiagonale. Die rothen Krystallplatten verhalten sich den orange-gelben ganz ähnlich; das Licht, das der kürzeren Kante parallel schwingt, tritt mit heller, senkrecht dazu mit dunkler rother Farbe heraus. Wie schon erwähnt, kommen ähnliche Eigenschaften allen Farbstoffkrystallen der Chromatophoren zu, und sind zur Erkennung dieser Gebilde von grösster Wichtigkeit, wie ich nachher an einigen Beispielen des Näheren zeigen werde.

Die Krystalle der Möhre, und zwar sowohl die gelben wie die rothen, werden von Chromoplasten erzeugt. Das plasmatische Stroma ist zwar an den grossen Krystallen der äusseren Rindenzellen nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen; dagegen sind diesen häufig noch Stärkekörner, ebenfalls natürlich ein Product der Chromoplasten, befestigt. Diese Stärkekörner sind klein, nicht deutlich geschichtet, und liegen meist in Mehrzahl beliebigen Punkten des Krystalls an, am häufigsten jedoch sind dieselben hauptsächlich dem einen oder dem anderen Ende befestigt. Meist ist die Gestalt dieser Stärkekörner rundlich, nicht selten jedoch sind sie mehr oder weniger stark verlängert, und zwar der Längsaxe des Krystalls parallel, woraus hervorgeht, dass letzterer die Gestalt der Stärkekörner in ähnlicher Weise beeinflusst wie die stabförmigen oder nadelförmigen Eiweisskrystalle von Phajus, Canna und anderer Pflanzen, — d. h. das Stroma des Chromatophor wird durch den Krystall gedehnt und erzeugt dementsprechend auch gleichsinnig gestreckte Stärkeschichten.

In den tieferen Rindenschichten sind die Stärkekörner zahlreicher und zu Klumpen vereinigt; die Krystalle sind den letzteren befestigt, klein, oder fehlen auch ganz. Im letzteren Falle ist der Farbstoff im amorphen Zustand dem Stroma eingebettet. Im Cambium fand ich nur stärkehaltige Leukoplasten, während A. Meyer in demselben gelbe Chromoplasten beobachtet hat; hierin wird also das Verhalten wechselnd sein.

Der Holzcylinder enthält sehr kleine und blasse, der Krystalle durchaus entbehrende gelbliche Chromoplasten.

Die Farbstoffkrystalle sind also auf die Rinde beschränkt und zwar vorwiegend in den äusseren Schichten derselben schön ent-

wickelt. Man kann ihre Entwickelung, die übrigens gar nichts Bemerkenswerthes bietet, durch den Vergleich ungleich alter Zellen leicht verfolgen.

13. Sorbus aucuparia. Rosa arvensis. (Taf. III, Fig. 46—51.)

Die Früchte von Sorbus aucuparia enthalten in ihren peripherischen Zellen rosafarbigen Zellsaft und rundlich - scheibenförmige Chromoplasten von orangegelber Farbe und sehr körniger Structur. In den tieferen Schichten sind die Gestalten ganz verschieden und überaus mannigfach; theilweise sind die Farbkörper schmal spindelförmig, theilweise besitzen sie drei oder mehr Spitzen und stellen im letzteren Fall manchmal überaus absonderlich gestaltete Gebilde dar, deren Formen z. Th. wohl an diejenigen von Krystallen erinnern, zum grössten Theil jedoch in kein Krystallsystem untergebracht werden könnten. Nähere Untersuchung ergiebt jedoch, dass alle diese Farbkörper krystallinische Einschlüsse besitzen, jedoch nicht einfache Krystalle, wie in der Möhre, sondern Aggregate feinster Krystallnadeln, welche, meist hin und her gekrümmt und durcheinander gewoben, entweder im Ganzen einander ziemlich parallel verlaufen, wodurch die Spindeln zu Stande kommen, oder zwei und mehr Büschel bilden (drei- und virspitzige Formen) oder endlich auch in regellosem Wirrsal durcheinander liegen und dem Chromoplasten eine vielspitzige unregelmässige Gestalt verleihen.

Die feinere Structur lässt sich bei starker Vergrösserung sehr leicht erkennen, indem jeder der Chromoplasten sich dabei in zahlreiche, feinste Fasern auflöst, die zu einem zierlichen Netzwerk verwoben, theilweise dicht aneinander liegen, theilweise grössere Lücken zwischen sich lassen. (Fig. 47.)

Damit in Einklang stehen natürlich die optischen Eigenschaften, welche mich hauptsächlich zur Erkennung der Structurverhältnisse geführt haben. Die Krystalle sind, ähnlich wie bei der Möhre, stark pleochroistisch, und zwar ist parallel zur Längaxe die Absorbtionsfarbe dunkel orange-gelb, senkrecht dazu so blass, dass sie kaum merklich ist. Man kann sich auf Grund dieser Eigenschaft leicht überzeugen, dass die dreispitzigen Gebilde z. B. keine einfachen Krysalle sind, sondern blos Aggregate feiner Nadeln, indem sie mit einem Nicol untersucht, ungleichmässig gefärbt erscheinen,

jede Spitze in anderer Nuance. Zum gleichen Resultat führt auch die Untersuchung mit gekreuzten Nicols, wobei die sogenannte Aggregatpolarisation mit grosser Deutlichkeit sichtbar wird; die unregelmässigen Gebilde lösen sich im letzteren Falle in einen Haufen ungleich leuchtender Fasern auf. Letzteres kann man sogar manchmal, wenn die sie zusammensetzenden Fasern nicht zu dicht aneinander liegen, an den Spindeln erkennen, indem die stromatischen Zwischenräume dunkel bleiben.

Das reife rothe Hypanthium von Rosa arvensis enthält orange-gelbe Farbkörper, welche an diejenigen von Sorbus erinnern, jedoch weniger mannigfach gestaltet sind. Die meisten sind ziemlich regelmässig spindelförmig, andere dreispitzig, andere noch stellen, wie häufig auch bei Sorbus und in anderen Früchten der Fall, gleichsam Mitteldinge zwischen Spindel und Dreieck dar (Taf. III, Fig. 50). Diese Chromoplasten enthalten, ähnlich wie bei Sorbus, Farbstoffkrystalle, und verdanken diesen ebenfalls ihre Gestalt. Im Gegensatz zu Sorbus jedoch sind hier die Krystalle in sehr geringer Anzahl in jedem Chromoplasten vorhanden; die Spindeln dürften blos einen einzigen solchen enthalten. In Bezug auf optische Eigenschaften (Doppelbrechung, Pleochroismus) stimmen diese Farbstoffkrystalle in jeder Hinsicht mit denjenigen von Sorbus und anderer Gewächse überein.

Die Entwickelungsgeschichte ist bei Rosa in ihren Hauptpunkten leicht zu verfolgen; grüne Früchte enthalten rundlich-scheibenförmige Chloroplasten (Taf. III, Fig. 48), die sich unter lebhafter Theilung zuerst in ähnlich gestaltete Chromoplasten umwandeln. Erst jetzt fängt der Krystallisationsprozess an. An seinem Pleochroismus verräth sich bereits in dem noch ganz runden Chromoplasten ein winziges, im gewöhnlichen Lichte ganz unsichtbares Nädelchen (resp. einige solche), das allmälig an Länge und Dicke zunimmt und das entsprechend abnehmende Stroma mit sich streckt. Diese Vorgänge beginnen keineswegs in allen Zellen zu gleicher Zeit; man findet in gelblichen Fruchtbechern vielmehr alle möglichen Stufen der Entwickelung, von den rein grünen Chloroplasten bis zu fertigen spitzigen Farbkörpern. Diejenigen Chromatophoren, deren Metamorphose erst spät beginnt, erhalten nur einen kleinen oder auch gar keinen Krystall und sind dementsprechend noch in der ganz reifen

Frucht nur wenig gestreckt oder ganz rund, so dass man, wie gesagt, alle möglichen Zwischenstufen der Entwickelung, gleichsam in erstarrtem Zustande, findet. Stets, auch in den dünnsten Spindeln, ist um die Krystalle das Stroma, wenn auch reducirt, noch nachweisbar und dasselbe enthält eine beträchtliche Menge nicht krystallisirten Farbstoffs in Form von Grana, wie die Untersuchung im polarisirten Lichte zeigt.

Unter dem Einfluss des Wassers oder noch mehr von Säuren contrahiren sich die Farbkörper zu krummen, stark lichtbrechenden Nadeln resp. concaven Dreiecken u. dgl. mehr[1]) (Fig. 51, Taf. III).

14. Tropaeolum majus.

Die Corolle und der Kelch von Tropaeolum majus, mit welchem T. aduncum in der Hauptsache übereinstimmt, enthalten bräunlich orange-gelbe Chromoplasten in allen ihren Zellen. In der Kelchepidermis besitzen dieselben oft regelmässige krystallähnliche Formen, in anderen Fällen erinnert die Gestalt weniger an Krystalle, in anderen noch stimmt dieselbe ganz und gar mit derjenigen nicht krystallführender Farbkörper überein. Letzteres gilt namentlich von der Corolle, wo regelmässige Spindeln und Dreiecke, die in der Kelchepidermis häufig sind, ganz und gar fehlen und durch unregelmässig gelappte Gebilde, wie sie bei so vielen Blüthen vorkommen und durchaus nicht durch Krystalle bedingt werden, ersetzt sind. Die Ursache dieser Unterschiede der Gestalt wird sofort klar, wenn man die Untersuchung im polarisirten Licht zu Hülfe nimmt, sei es blos mit einem (Pleochroismus), sei es mit gekreuzten Nicols (Doppelbrechung). Da zeigt sich sofort, dass sämmtliche Chromoplasten Farbstoffkrystalle enthalten, welche jedoch je nach dem Einzelfall sehr ungleich gross sind und daher auch in sehr ungleichem Grade die Gestalt des Chromoplasten beeinflussen. In der Epidermis des Kelchs sind, wo die regelmässigsten Spindeln und Dreiecke vorkommen, die Krystalle gross, das Stroma dagegen schwach entwickelt, im Kelchparenchym und in manchen Kelchepidermiszellen,

1) Solche Desorganisationserscheinungen sind es allem Anscheine nach die bei A. Meyer die Vorstellung erweckt haben, dass die Farbstoffkrystalle unter Verlust ihres Plasmagehalts durch Contraction eine regelmässige Form annehmen.

wo die Gestalt der Chromoplasten viel weniger von derjenigen krystallfreier abweicht, sind die Farbstoffkrystalle kleiner, das Stroma stärker entwickelt; endlich erscheinen in der Corolle die Krystalle meist beinahe punktförmig und sind daher auf die Gestalt des Stroma ganz ohne Einfluss. Ausser dem krystallisirten ist im Stroma auch amorpher Farbstoff und zwar in Form von hauptsächlich am Rand angehäufter Grana, eingelagert.

Der mittlere Theil und namentlich die Spitze der Kelchblätter erscheinen schon dem blossen Auge grünlich gefärbt; da findet man denn auch alle möglichen Uebergänge von Chromoplasten zu Chloroplasten, welch' letztere mit zunehmendem Chlorophyllgehalt ein dichteres Stroma und mehr rundliche Gestalt annehmen.

Die Entwickelungsgeschichte der Chromoplasten lässt sich am besten an den Kelchblättern verfolgen.

Knospen von ca. 6—7 mm Länge enthalten sowohl in der Epidermis wie in der Corolle Chloroplasten, in letzterer ausserordentlich blass gefärbte. Ueberall sind dieselben stärkehaltig.

In Knospen von $1^1/_2$ cm Länge (ohne Sporn) sind die Corollenblätter bereits blassgelb, die Kelchblätter dagegen noch beinahe rein grün. In letzteren haben die Chromatophoren der Epidermis doch schon einen etwas gelblichen Ton angenommen, und sind theilweise noch rundlich, theilweise unregelmässig gestreckt und in Spitzen ausgezogen; im polarisirten Lichte erkennt man bereits die Anwesenheit der Krystalle. An der Aussenseite des Kelchs haben die Chromatophoren der Epidermis ihre Stärkekörner verloren, aber nicht an der Innenseite. Das Parenchym enthält noch rein-grüne, stärkehaltige Chloroplasten.

In 2 cm langen Knospen haben die Chromoplasten der Epidermis ihre definitive Farbe angenommen; sie sind kleiner als in fertigen Zellen, aber besitzen bereits wesentlich ihre definitive Gestalt. Im Parenchym sind die Chromatophoren ebenfalls gelb geworden.

In $2^1/_2$ cm langen, halb offenen Knospen ist der fertige Zustand bereits beinahe eingetreten, die Stärkekörner sind, wenn auch noch nicht ganz verschwunden, doch bereits stark vermindert.

In alternden Blüthen nehmen zuerst die schon vorher existirenden Vacuolen zunächst an Grösse zu, die innere Differenzirung

wird unsichtbar, die Farbe dunkeler. Sodann werden durch Schrumpfung die Gestalten überaus unregelmässig; endlich verschmilzt das Ganze zu einer formlosen braunen Masse. In den Petala werden die Chromoplasten bereits lange vor dem Welken desorganisirt; braune Streifen bezeichnen dann nur noch die Grenzen der mit einander verschmolzenen Ueberreste der Chromatophoren.

15. Solanum dulcamara (Taf. III, Fig. 23).

Die Chromoplasten der Frucht von Solanum dulcamara sind von rundlicher Gestalt und enthalten zwei Pigmente; das eine, blassgelbe, ist in Form von kaum sichtbaren Grana ausgebildet, das andere, rothe, stellt winzige Körnchen, die hauptsächlich im Centrum angehäuft sind, dar. Untersucht man diese rothen Gebilde mit einem Nicol, so sieht man, dass dieselben beim Drehen des Präparats ihre Farbe verändern, bald dunkelroth, bald beinahe weiss erscheinen. Dieselben sind also pleochroistisch in ganz gleicher Weise wie die bisher besprochenen Farbstoffkrystalle und müssen ebenfalls solche sein. In der That gelingt es bei einigem Suchen, einige grössere Farbkörnchen zu finden, die deutlich stabförmige Gestalt besitzen und an welchen in deutlichster Weise die Beziehungen der Absorbtionsfarben zur Krystallform festzustellen sind; hier und da kann man an den grössten sogar die Doppelbrechung, die bei den meisten dieser winzigen Kryställchen nicht mehr wahrnehmbar ist, constatiren.

16. Tydaea hybrida (Taf. III, Fig. 39).

Die Chromoplasten sind schmal spindelförmig oder dreispitzig. Sie enthalten rothe Farbstoffgrana; Krystalle sind in denselben im gewöhnlichen Licht nicht sichtbar, obgleich aus der Gestalt auf die Anwesenheit solcher geschlossen werden muss. Dieselben kommen in der That auch sofort zum Vorschein, wenn man die Chromoplasten mit einem Nicol untersucht; beim Drehen des Präparats nimmt der axile Theil der Spindeln bald eine dunkele, bald eine ganz helle Farbe an, je nachdem ihre Längsaxe der Schwingungsrichtung des Lichtes parallel oder senkrecht liegt. Also auch hier ist ein Farbstoffkrystall eingeschlossen. In den Dreiecken constatirt man in gleicher Weise die Anwesenheit von zwei oder drei solchen.

§ 4. Systematische Uebersicht der untersuchten Fälle [1]).

Nachdem im Vorhergehenden an einigen typischen oder instructiven Beispielen die feinere Structur der Chromoplasten, theilweise auch ihre Entwickelungsgeschichte, dargestellt worden sind, soll im Folgenden gezeigt werden, dass die an denselben nachgewiesenen Structurverhältnisse auf allgemeine Geltung Anspruch machen dürfen. Bei den widersprechenden und unrichtigen Angaben vieler Beobachter schien mir eine vollständige Zusammenstellung nothwendig; ich habe in dem Schlussverzeichniss die Litteratur für jede Art möglichst vollständig zusammengestellt. Aus dieser Uebersicht wird man sich ferner über die Beziehungen resp. Nichtbeziehungen zur systematischen Verwandtschaft, die Verbreitung und Modificationen der verschiedenen im Vorhergehenden beschriebenen Structurverhältnisse orientiren können. Die interessanteren oder schwierigeren Fälle sind etwas eingehender besprochen.

Characeae.

Die Antheridien der Characeen enthalten Chromoplasten in ihren sämmtlichen Zellen mit Ausnahme der Spermatozoidmutterzellen. In den Schildern liegen sie ausschliesslich der Innenwand an, sind von rundlicher Gestalt, mit sehr zartem Stroma, dicht gedrängten Grana. Namentlich instructiv sind die Chromoplasten in den Manubrien. Sie sind etwas in die Länge gestreckt und bestehen aus einem ganz farblosen Stroma, in welchem nur spärliche, bräunlich-röthliche Grana eingebettet sind. Auch hier ist der Modus der Farbstoffvertheilung sehr schön sichtbar. In den Köpfchen sind die Chromoplasten ebenfalls arm an Farbstoff. Im reifen Antheridium ist das Stroma beinahe ganz absorbirt.

Die Chromoplasten entstehen bei den Characeen bald aus Leukoplasten, bald aus Chloroplasten.

Bryophyta.

Die Chromoplasten in den Antheridien der Laub- und Lebermoose besitzen wesentlich denselben Bau, unregelmässig rundliche Gestalt, zartes Stroma mit grossen, ziegelrothen, dichtgedrängten Grana. Sie entstehen aus mehr oder weniger blassen Chloroplasten. Wie schon erwähnt, kommen Chromoplasten nicht allen Bryophyten zu.

Equisetineae.

S. oben p. 108.

---

1) Anordnung nach Eichler, Syllabus, 3. Aufl.

Coniferae.

Taxus baccata.

Die Chromoplasten des Arillus von Taxus baccata sind denjenigen von Adonis sehr ähnlich; sie besitzen ein farbloses, zartes, rundliches Stroma mit deutlich erkennbaren rothen Grana. Sie entstehen aus sehr zarten und blassen stärkeführenden Chloroplasten, die bei der Bildung des Farbstoffs ihren Stärkegehalt allmälig verlieren.

Liliaceae.

Chromoplasten in vielen Blüthen, gelb, orange-gelb, carminroth, sehr verschiedenartig; in den Beerenfrüchten der Smilaceae.

Lilieae. Tulipa Gesneriana. Vgl. p. 112.

Asphodeline lutea besitzt sehr zarte, unregelmässig rundliche oder auch gestreckte Chromoplasten, die einen Eiweisskrystall enthalten dürften; das Pigment in sehr feiner Vertheilung, so dass die Farbe homogen erscheint. In der Epidermis über den grünen Rippen grünlich-gelbe Chromatophoren von regelmässiger halbkugeliger oder dick-scheibenförmiger Gestalt. Sämmtliche Chromoplasten entstehen aus stärkeführenden Leukoplasten.

Aloë vgl. p. 107.

Smilaceae. Die Chromoplasten der Beeren von Asparagus officinalis sind scheibenförmig-rundlich, ziemlich klein, mit zartem farblosem Stroma, relativ grossen, überaus deutlichen, rothen Grana. Krystalle, wie sie Strasburger beschrieben und nach der Beschreibung von Weiss, wohl bei A. verticillatus vorkommen, habe ich nicht beobachtet. Die Bildung des rothen Farbstoffs findet zuerst in dem innersten, die Samen umhüllenden Theil der Frucht, sodann in der Epidermis statt, während die dazwischen liegende Zelllage längere Zeit ihre schön grünen Chloroplasten erhält, welche jedoch schliesslich auch der Metamorphose zu rothen Chromoplasten unterliegen. In der Epidermis sind es kleine Leukoplasten, welche zu Chromoplasten werden.

Amaryllidaceae.

Narcissus Pseudo-Narcissus ähnlich Tulipa Gesneriana vgl. p. 112.

Hemerocallis fulva (Taf. III, Fig. 32—36). Die Chromoplasten von H. fulva besitzen im Wesentlichen dieselbe Structur wie diejenigen von Neottia nidus-avis; auch sie enthalten zum grossen Theil je einen dünnen Eiweisskrystall, der sehr früh gebildet wird und das Stroma in die Länge dehnt; später, kurze Zeit vor dem Oeffnen der Blüthe, krystallisirt auch der Farbstoff in dem sehr zart gewordenen Stroma und bildet in jedem Chromatophor einen Büschel zarter, durcheinander geflochtener Krystallnadeln, ähnlich wie bei Rosa und Pyrus.

Die eigentlichen Spindeln sind auf die Epidermis und das äussere Parenchym des äusseren Perigonkreises beschränkt und verdanken ihre früh auftretende Gestalt dem haardünnen, schwer sichtbaren Eiweisskrystall; sie sind im fertigen Zustand dunkel orange-gelb, erscheinen bei schwacher Vergrösserung homogen. Schon mit Object. 7 von Leitz jedoch ist die Zusammensetzung der Spindel aus mehreren Krystallen erkennbar, und mit starken Systemen zeigt das Gebilde sogar ein ziemlich lockeres Gefüge ungefähr parallel verlaufender, jedoch hin und her gebogener und durcheinander geflochtener Nadeln, die von dem zarten Eiweisskrystall überragt werden (Fig. 35). In den tieferen Parenchymschichten, wo die

Eiweissnadel fehlt, kommen regelmässige Spindeln nicht zu Stande; die Kryställ-chen wachsen zu einem wirren Büschel, deren Enden oft auseinander spreizen; verschiedene Formen solcher Krystallbüschel sind auf der Fig. 33—34 dargestellt. In der fertigen Blüthe ist das Stroma beinahe ganz resorbirt.

In der Epidermis krystallisirt der Farbstoff nicht, sondern stellt ziemlich grosse Grana dar.

Die Chromoplasten von Hemerocallis entstehen aus Chloroplasten, die auf der Aussenseite der Perigonblätter stärkefrei, auf der Innenseite stärkehaltig sind. Sie sind meist sehr blass, mit Ausnahme derjenigen der äusseren Parenchym-schichten des äusseren Perigonkreises, die ziemlich lebhaft-grüne Färbung besitzen und zur Untersuchung am geeignetsten sind; die Entwickelung bietet übrigens nichts Beachtenswerthes. Die anfangs vollkommen runde Gestalt geht allmälig in eine spindelförmige über, während die Farbe anfangs ins Blass-gelbliche übergeht, um noch lange vor dem Aufblühen rein orange-gelb zu werden; der Farbstoff ist zuerst in Form schöner grosser Grana, hauptsächlich in peripherischer Anordnung, dem Stroma eingebettet. Auf der Innenseite der Perigonblätter werden die Stärke-körner kurz vor dem Aufblühen, wie in sonstigen Fällen, zum grössten Theil auf-gelöst; etwas reichlich findet man sie dann nur noch in der Nähe der Gefäss-bündel. Die rundliche Gestalt derjenigen Chromoplasten, die keine Eiweissnadeln erzeugen, wird erst bei dem Auftreten der Farbstoffkrystalle, also unmittelbar vor der Anthese, geändert.

Iridaceae.

Die gelben Blüthen von Iris Pseudo-Acorus enthalten unregelmässig rundliche Chromoplasten (Taf. IV, Fig. 14), die von Oeltröpfchen dicht angefüllt sind; ich werde im 6. Kapitel dieses Abschnitts auf dieselben zurückkommen.

Die Blüthen von Tritoma Uvaria (Taf. III, Fig. 40—41) sind namentlich wegen des vorher erwähnten (p. 104) Farbenwechsels von rosenroth ins gelbe interessant. Die Chromoplasten sind klein, unregelmässig scheibenförmig, oft ge-streckt und eingeschnürt; das Pigment liegt in Form sehr deutlicher Grana haupt-sächlich in peripherischer Lagerung.

Palmae.

Von Palmen habe ich nur Chamaedorea Schiedeana untersucht; die rothgefärbte Rachis der Inflorescenz enthält im äusseren Parenchym unregelmässig rundliche Chromoplasten mit sehr schwachem farblosen Stroma und sehr deut-lichen, dicht gedrängten rothen Grana.

Araceae.

Die rothen Früchte vieler Arten scheinen alle Chromoplasten zu enthalten. Ueber das etwaige Vorkommen der letzteren in Blüthen habe ich nichts erfahren können.

Die Beeren von Arum Arisarum sind durch Chromoplasten gefärbt, welche sich in der Epidermis und im Parenchym angehäuft befinden und überall gleiche Farbe besitzen.

In der Epidermis sind die Chromoplasten unregelmässig stabförmig. Nähere Untersuchung zeigt, dass sie einem dick-nadelförmigen, ganz farblosen Eiweiss-krystall ihre Gestalt verdanken; das farbstoffhaltige Stroma bildet einen unregel-

mässigen Ueberzug auf der Nadel. Im Parenchym sind die Chromoplasten sehr reifer Früchte sehr klein, rundlich, von körnigem Gefüge. Oft bilden sie einen partiellen Ueberzug auf Stärkekörnern oder sitzen solchen seitlich an.

Diese Chromoplasten entstehen aus ziemlich grossen, im Parenchym lebhaft, in der Epidermis kaum sichtbar grün gefärbten Chromatophoren, welchen Stärkekörner kranzartig seitlich aufsitzen. Während der Metamorphose der Chloroplasten zu Chromoplasten nehmen die Stärkekörner zunächst noch an Grösse zu, um später theilweise oder vollständig aufgelöst zu werden; das Stroma nimmt während dieser Vorgänge bedeutend ab. Die Uebergangsstadien sind überaus blass gefärbt.

Musaceae.

Strelitzia Reginae. Von allen nicht grünen Farbkörpern phanerogamischer Gewächse sind diejenigen der prächtig orange-gelben Bracteen von Strelitzia am frühesten und am häufigsten untersucht worden. Leider habe ich diesbezügliche Beobachtungen nicht rechtzeitig unternommen und bin nicht zu einem definitiven Resultat in Bezug auf die Structur dieser Gebilde gelangt. Dieselben weichen aber jedenfalls in keinem wesentlichen Punkte von den übrigen Farbkörpern ab und dürften namentlich mit denjenigen von Neottia nidus-avis und von Hemerocallis fulva vergleichbar sein.

Die Farbkörper stellen lange orange-gelbe Nadeln, selten dreispitzige Gebilde dar, welche, wie nähere Untersuchung zeigt, aus einem, oder eher wohl mehreren dicht gedrängten Farbstoffkrystallen und einem plasmatischen Stroma von genau derselben Gastalt, welcher in der Epidermis einen kleinen würfelförmigen Proteïnkrystall enthält. Aus mehreren Gründen ist es mir höchst wahrscheinlich, dass das Stroma, ausser dem würfelförmigen, noch einen dünn-nadelförmigen Proteïnkrystall enthält, ähnlich wie bei der verwandten Canna; dafür spricht nämlich der Umstand, dass, wie es A. Meyer hervorhebt, an der Basis der Perigonblätter blassgrüne Spindeln ohne gelben Farbstoff vorkommen. Auch die Quellungserscheinungen sprechen für die Anwesenheit eines solchen Eiweisskrystalls, da ganz ähnlich wie bei Canna, Phajus u. s. w. bei Eintritt von Wasser in die Zelle das Stroma zu einer Kugel oder Blase wird, um welche der gekrümmte Farbstoffkrystall gleichsam einen Gürtel bildet. Diese Farbkörper entstehen aus ganz farblosen Leukoplasten, die schon in sehr jungen Zuständen eine anfangs kleine, allmälig in die Länge wachsende Farbstoffspindel erzeugen.

Ueber die blauen Kugeln der Perigonblätter vgl. p. 100.

Cannaceae.

Die Blüthenknospen der von mir untersuchten Canna-Arten enthalten in ihrem oberen Theil rundliche, an der Basis spindelförmige Chromoplasten, von gelber Farbe, mit sehr fein vertheiltem Farbstoff; die Grana sind schwer zu sehen.

Die Spindeln runden sich unter dem Einfluss von Wasser oder auch schon bei leichtem Druck ausserordentlich leicht ab; man sieht sie am besten an der Basis der äusseren Perigonblätter. Sie verdanken ihre Gestalt der Anwesenheit sehr zarter Eiweissnadeln, die mit denjenigen des Rhizoms ganz übereinstimmen. In der offenen Blüthe sind die Gestalten sämmtlich mehr rundlich, indem der Eiweisskrystall kurz vor dem Aufblühen resorbirt wird.

Orchidaceae.

Chromoplasten kommen bei dieser Familie den Blüthen zahlreicher Arten, bei Neottia und wohl noch anderen Saprophyten auch einem Theil der Vegetationsorgane zu. Sie sind mannigfach in Bezug auf Struktur und feineren Bau, enthalten oft stab- bis nadelförmige Eiweisskrystalle, ihr Farbstoff (orange-gelb, gelb, braun) ist bald amorph, und stellt dann meist grosse Grana dar, bald krystallisirt.

Die interessanteren der untersuchten Fälle (Oncidium amictum, Maxillaria triangularis, Neottia nidus-avis) sind oben bereits näher beschrieben worden.

Erwähnenswerth sind noch die Farbkörper der Lycaste-Arten, die sich denjenigen von Maxillaria triangularis ähnlich verhalten. Bei einer leider nicht bestimmten Art dieser Gattung fand ich in allen Theilen der Blüthe und des Blüthenstiels — andere Organe habe ich nicht untersucht — Chromatophoren mit stabförmigen Eiweisskrystallen; diese Chromatophoren waren je nach dem Ort theils weiss, theils grün, theils schön gelb. Der Krystall war dem Stroma überall seitlich befestigt und ragte beiderseits weit hervor.

Bei einer anderen Art derselben Gattung, L. aromatica, war der Farbstoff orange-gelb, die Struktur der viel kleineren Chromoplasten übrigens die gleiche.

Burmanniaceae.

Bei Apteria setacea und Burmannia capitata enthalten die (chlorophyll-freien) Stengel gold-gelbe Chromoplasten mit Stärkekörnern (nach Dr. Johow).

Caryophyllaceae.

Diese Familie enthält bekanntlich nur sehr wenige gelb-blüthige Arten; mir ist von solchen nur Saponaria lutea bekannt, die ich nicht untersuchen konnte. Die hoch-rothen Blüthen von Lychnis chalcedonica sind durch Zellsaft gefärbt.

Lauraceae.

Cassytha arenaria. Der Stengel dieser Pflanze enthält da, wo er dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt gewesen, rothe Chromoplasten, die sich nach Dr. Johow, dem ich diese Mittheilung verdanke, von den Chloroplasten der beschatteten Stengeltheile in ihrer Gestalt nicht unterscheiden. Ich werde in einem späteren Kapitel (5) über den Lichteinfluss bei dieser Pflanze zurückkommen.

Ranunculaceae.

Die untersuchten gelb-blüthigen Ranunkeln verhalten sich, bis auf die Krystallbildung, wesentlich wie R. Steveni (s. o.). Die Chromoplasten entstehen stets aus blassen Chloroplasten, sie sind flach, sehr unregelmässig scheibenförmig gezackt. Die Grana hauptsächlich zum peripherischen Rahmen zusammengedrängt.

Nymphaeaceae.

Nuphar luteum. Die gelbgefärbten Theile der bekanntlich stellenweise grünen Blüthe enthalten in Epidermis und Parenchym gelbe, unregelmässig rundliche Chromoplasten; in welchen die feinere Struktur nicht deutlich erkennbar ist; immerhin zeigen sie doch eine sichtbare körnige Beschaffenheit. In den jüngsten untersuchten Knospen waren die dem Lichte direkt ausgesetzten Theile grün, die

von den übrigen bedeckten bereits gelb. Die Chloroplasten der grünen Knospentheile sind in der Epidermis stärkefrei, im Parenchym stärkehaltig; die Stärkekörner werden wie in den übrigen Fällen kurz vor dem Aufblühen aufgelöst.

Papaveraceae.

Esscholtzia californica. Die Blüthen dieser Art sind je nach der Varietät theils orange-gelb, theils rein gelb mit orange-farbiger Basis. Im ersteren Falle sind die Chromoplasten überall gleichfarbig, im letzteren sind sie in dem basalen und in dem oberen Theile ungleich gefärbt.

Sie sind relativ klein, unregelmässig geformt, stärkefrei; die Grana sind deutlich, hauptsächlich peripherisch angeordnet. Beim Eintreten von Wasser in die Zelle schwellen die Chromoplasten sofort zu zarten Kugeln auf.

Bei manchen gelb-blüthigen Papaveraceen wird die Farbe durch Zellsaft bedingt, so bei Papaver alpinum.

Fumariaceae.

Corydalis lutea. Die Chromoplasten sind relativ gross, sehr dünnscheibenförmig, von unregelmässiger Contour; die Grana sind wegen der sehr schwachen Färbung schwer zu unterscheiden. Die Farbe ist am Rande etwas dunkeler als in der Mitte. Bei C. formosa sind die Chromoplasten kleiner und noch blasser.

Cruciferae.

Sinapis arvensis, Cheiranthus Cheiri, Brassica Napus. Die Chromoplasten sind bei den Cruciferen, soweit untersucht, stets gelb, klein bis mittelgross, dünn-scheibenförmig mit unregelmässiger Contour und hauptsächlich peripherischer Anordnung der wohl sichtbaren Grana.

Violaceae.

Viola tricolor. Die Chromoplasten liegen an der Oberseite der Petala in der Epidermis und der subepidermalen Schicht, in ersterer sehr dicht gedrängt, in letzterer spärlich. In der Epidermis der Unterseite sind die Chromoplasten weniger zahlreich als an der Oberseite und arm an Farbstoff; letzterer ist in Form spärlicher deutlicher Grana dem farblosen Stroma eingebettet. Die Chromoplasten entstehen aus sehr blassgrünen Chromatophoren.

Cistaceae.

Helianthemum vulgare. Die dünn-scheibenförmigen gelben Chromatophoren besitzen eine unregelmässig rundliche Gestalt. Nähere Einsicht ist wegen der anatomischen Verhältnisse der Blüthe unmöglich.

Hypericaceae.

Hypericum alatum. Die Chromoplasten besitzen ganz typischen Bau; sie sind mittelgross, sehr dünn scheibenförmig, mit überaus kleinen, nur schwer erkennbaren, hauptsächlich am Rande angehäuften Grana.

Tropaeolaceae.

Tropaeolum majus, aduncum s. p. 129.

Oxalidaceae.

Die Chromoplasten der gelbblüthigen Oxalis Waldiviana (in der Epidermis der Basis der Aussenseite der Petala untersucht) sind unregelmässig dünnscheibenförmig, mit deutlichen zu einem peripherischen Rahmen angehäuften Grana. Die Mitte entbehrt der Grana beinahe gänzlich.

Linaceae.

Linum flavum (Taf. III, Fig. 38). Nicht nur in den offenen Blüthen, sondern auch in den ausgewachsenen oder beinahe ausgewachsenen Knospen besitzen die dunkel gelben Chromoplasten blos ein sehr zartes Stroma von kugeliger oder nahezu kugeliger Gestalt. Die relativ grossen Grana sind hauptsächlich peripherisch, zu einer dichten starren Schale angehäuft, die inneren dagegen befinden sich in lebhafter Molekularbewegung. Diese Verhältnisse sind auch an ganz unversehrten Zellen zu beobachten und nicht etwa Folge der Präparation. In jüngeren Knospen ist das Stroma dichter, von unregelmässig scheibenförmiger Gestalt; die Grana sind in demselben gleichmässiger vertheilt.

Balsaminaceae.

Impatiens parviflora. Aeusserst zarte und dünne, sehr blass gefärbte Chromoplasten, deren innere Struktur in Folge ihrer blassen Färbung nicht deutlich ist.

Rutaceae.

In der süssen Orange fand ich sowohl im Fruchtfleisch wie in der Schale kleine, rundliche, dunkel orange-gelbe Chromoplasten mit grossen Grana und überaus reducirtem Stroma. Strasburger fand bei der bitteren Orange orangegelbe Spindeln im Fruchtfleisch.

Celastraceae.

Die orange-gelben Farbkörper des Arillus von Evonymus europaeus stellten im fertigen Zustande sehr dünne Spindeln dar, die ihre Gestalt zarten Farbstoffkrystallen verdanken; diese besitzen in deutlichster Weise den für diese Gebilde charakteristischen, mehrfach erwähnten Pleochroismus. Ob mehrere Krystallnadeln in jedem Chromoplasten liegen, war in Folge der Kleinheit und Zartheit meist nicht erkennbar; in manchen Fällen konnte jedoch mit Sicherheit die Anwesenheit von mindestens zwei Krystallen deutlich wahrgenommen werden.

Der Farbstoff scheint von vornherein krystallinisch aufzutreten; sobald die kleinen Leukoplasten, aus welchen bei Evonymus die Chromoplasten sich entwickeln, eine sichtbar gelbe Färbung angenommen haben, kann man auch an dem Pleochroismus die Anwesenheit eines (resp. mehrerer) Krystalle erkennen, lange bevor eine Spur von Doppelbrechung erkennbar ist. Letztere ist überhaupt, auch im fertigen Zustande, nur bei den grössten Farbkörpern wahrnehmbar.

Umbelliferae.

Ich habe von Blüthen nur Foeniculum vulgare untersucht; die sehr kleinen gelben Chromoplasten sind von normalem Bau, also unregelmässig scheibenförmig mit deutlichen, wenn auch sehr kleinen Farbstoffgrana.

Ueber die Farbkörper der Wurzel von Daucus Carota s. o. p. 122.

Crassulaceae.

Die gelbblüthigen Sedum-Arten besitzen schöne, grosse, scheibenförmige Chromoplasten von gewohnten, unregelmässig gelappten Contouren, mit leicht sichtbaren, hauptsächlich peripherisch gelegenen Grana.

Nach A. Meyer sind die Chromoplasten der Echeveria-Arten spindelförmig.

Cactaceae.

Die gelbblüthige Opuntia Rafinesquiana ist durch gelben Zellsaft gefärbt.

Loasaceae.

Die Petala von Loasa bryonifolia sind gelb, mit Ausnahme der Basis, die, sammt den grossen Staminodien, schön carminroth gefärbt ist. Beide Farbstoffe sind Chromoplasten eingelagert. Die gelben Chromoplasten sind dünn-scheibenförmig, überaus unregelmässig gestaltet, theils mehr isodiametrisch, theils wurmförmig gezerrt; überall ist ihr Rand dunkeler als ihre Mitte. Die Grana sind nicht direkt sichtbar.

Die rothen Chromoplasten der Staminodien enthalten je mehrere, stabförmige, farblose, unzweifelhaft krystallinische Einschlüsse, über deren Natur ich nichts ermitteln konnte. Das rothe Pigment ist ungleichmässig im Stroma vertheilt, derart, dass die Färbung fleckig erscheint. Es war mir jedoch nicht möglich, die Grana zu unterscheiden.

Onagraceae.

Die Chromoplasten der blass-gelben Blüthen von Oenothera parviflora sind unregelmässig scheibenförmig, von meist gestreckter Gestalt, hin und her gebogen und gebuchtet, an den Enden oft in Fäden ausgezogen. Krystallähnliche Formen kommen aber nicht vor, krystallinische Einschlüsse auch nicht vorhanden. Die innere Struktur ist wegen der blassen Färbung undeutlich; man kann jedoch leicht feststellen, dass der Randtheil der Chromoplasten bedeutend mehr Farbstoff enthält als die Mitte.

Die Chromoplasten entstehen aus regelmässig scheibenförmig-runden, stärkehaltigen, sehr blassen Chloroplasten. Die Stärke verschwindet erst nach der Bildung des Pigments, kurz vor dem Aufblühen.

Rosaceae.

Die Blüthen der Geum- und Potentilla-Arten, Tormentilla erecta enthalten Chromoplasten, die mit denjenigen der Ranunkeln grosse Aehnlichkeit besitzen, aber meist kleiner sind und eine weniger deutliche Differenzirung aufweisen. — Die gelben Rosen sind durch Zellsaft gefärbt.

Das orange-gelbe Fleisch des Hypanthium von Rosa, der Sorbus- und Pyrus-Aepfel enthält Chromoplasten mit farbigem Farbstoff, über welche bereits oben Näheres mitgetheilt wurde. Gelbe Früchte (Aprikosen, Pflaumen) habe ich nicht untersucht.

Papilionaceae.

Die gelbe Farbe rührt in gewissen Fällen von Zellsaft her (Astralagus vulpinus), meist wird sie aber von gelben Chromoplasten bedingt.

Die Blüthen von Ulex europaeus enthalten blass-gelbe Chromoplasten von relativ grossen Dimensionen und sehr unregelmässiger, dünn scheibenförmiger Gestalt. Der Rand allein ist sichtbar gefärbt.

In den Blüthen von Genista tinctoria sind die Chromoplasten ähnlich gestaltet, aber dunkler gefärbt. Die Anwesenheit dés Pigments ist auch innerhalb des peripherischen dunkelen Rahmens erkennbar (Taf. III, Fig. 35).

Mimosaceae.

Die gelbe Farbe der Blüthen wird wohl stets durch gelben Zellsaft verursacht.

Primulaceae.

Die Chromoplasten von Lysimachia nummularia sind ganz typisch gebaut: Unregelmässig scheibenförmige Gestalt, schwaches Stroma, hauptsächlich peripherische Lagerung der wohl sichtbaren Grana.

Gentianaceae.

Die nicht grünen Arten der saprophytischen Voyria Trinitatis enthalten im Stengel fleischrothe Spindeln, jedenfalls mit krystallinischem Einschluss. Die gelben Blüthen führen kugelige gelbe Chromoplasten. Bei den übrigen Voyria-Arten Westindiens kommen im Stengel reingelbe, rundliche, stärkehaltige Chromoplasten vor. (Nach Johow.)

Convolvulaceae.

Convolvulus tricolor. In den offenen Blüthen sind die Chromoplasten der gelben Basis der Röhre ganz desorganisirt, in ausgewachsenen Knospen stellen sie unregelmässige Scheiben, mit dunkelgelbem, aus dicht gedrängten aber deutlich erkennbaren Grana bestehendem Rahmen.

Polemoniaceae.

Die Epidermis der gelben Blüthenröhre von Collomia coccinea enthält kleine, unregelmässig scheibenförmige Chromoplasten mit ganz farbloser, anscheinend ziemlich dichter Mitte und aus sehr deutlichen Grana bestehendem Rahmen.

Asperifolieae.

Amsinckia intermedia vgl. p. 111.

Solanaceae.

Die Chromoplasten der Blüthen von Lycopersicum esculentum sind klein, unregelmässig scheibenförmig, sehr zart, mit sehr kleinen, nur stellenweise erkennbaren Grana.

Das blassrothe Fleisch der Frucht von Lycopersicum esculentum ist durch Chromoplasten mit Farbstoffkrystallen gefärbt; letztere sind in den subepidermalen Schichten gross, bandförmig, gewöhnlich eingerollt, denjenigen der Möhre ähnlich und mit diesen auch in ihren optischen Eigenschaften übereinstimmend. In den tieferen Geweben sind die Krystalle viel kleiner, das Pigment z. Th. amorph in sehr feiner Vertheilung dem zarten rundlichen Stroma eingelagert.

Die Krystalle werden durch Schwefelsäure mit schön blauer Farbe aufgelöst, — auch hierin zeigen sie eine grosse Aehnlichkeit mit den Möhrenkrystallen.

Die Entwickelung dieser Farbstoffkrystalle, ihre chemischen und physikalischen Eigenschaften sind in vortrefflicher Weise von Millardet dargestellt worden, auf dessen Abhandlung hiermit verwiesen sei.

Solanum dulcamara vgl. p. 131.

Physalis Alkekengi. Chromoplasten kommen sowohl in dem persistirenden Kelch wie in der Frucht vor. In der Epidermis des ersteren sind sie meist spindelförmig, oder drei- selten mehrspitzig, und enthalten grosse Farbstoffkrystalle; im Parenchym sind sie meist ungefähr isodiametrisch polygonal und enthalten entweder keine oder nur kleine Krystalle. Ausser letzteren sind im farblosen Stroma stets noch Grana nachweisbar. Die Chromoplasten des Kelchs besitzen ansehnliche Grösse; diejenigen der Frucht sind viel kleiner, sämmtlich krystallführend und entsprechend geformt, spärlich mit Ausnahme der Epidermis.

Sämmtliche Farbkörper entstehen aus Chloroplasten, die im Kelch, mit Ausnahme der Epidermis dunkelgrün, in der Frucht dagegen nur sehr blass gefärbt sind.

Capsicum annuum. Die Farbkörper sind gross, spindelförmig oder dreispitzig, dunkelroth, deutlich aus mehreren Krystallnadeln zusammengesetzt; die Eigenschaften der letzteren wie in den übrigen Fällen. Sie entstehen aus Chloroplasten.

Scrophulariaceae.

Der gelbe Farbstoff ist in den Blüthen dieser Familie oft im Zellsaft aufgelöst: Linaria aureo-purpurea, Antirrhinum majus, Calceolaria chelidonoides, Verbascum.

Die gelben Chromoplasten von Mimulus luteus sind ganz typisch und zwar sehr schön ausgebildet; sie sind gross, dünn-scheibenförmig, mit unregelmässigen Contouren, an der Innenwand der Epidermis sehr gedrängt und ungefähr isodiametrisch, an der Aussenwamd vereinzelt, sonderbar gezerrt und gebogen. Die Grana sind deutlich, hauptsächlich wiederum im peripherischen Theil angehäuft, so dass ein dunkeler Rahmen den farbstoffärmeren mittleren Theil umgiebt. Vacuolen sind auch in ganz unversehrten Chromoplasten häufig.

Die Chromoplasten sind bei Digitalis ochroleuca spärlich, klein, unregelmässig scheibenförmig, nur am Rande sichtbar gefärbt, stärkehaltig.

Labiatae.

Die Blüthen von Sideritis hyssopifolia sind durch gelben Saft gefärbt.

Die Chromoplasten von Salvia glutinosa und Teucrium scorodonia sind zart, von rundlicher oder länglicher Gestalt, mit wenig zahlreichen, deutlichen aber kleinen Grana.

Gesneraceae.

Tydaea hybrida s. oben p. 131.

Columnea Schiedeana enthält grosse, gelbe, dünn-scheibenförmige Chromoplasten mit sehr kleinen, hauptsächlich peripherisch gelegenen Grana. Das Stroma ist sehr zart und enthält meist in dem farbstoffarmen, fein punktirten mittleren Theil einige Vacuolen (Taf. III, Fig. 43).

Selaginaceae.

In den dunkel orangefarbigen Theilen der Blüthe von Dichisma ciliatum ist das Pigment im Zellsaft aufgelöst.

Cucurbitaceae.

Die Chromoplasten der gelbblüthigen Cucurbitaceen sind sehr zart, von rundlichen Umrissen, nicht deutlichem innerem Bau. Sie entstehen in den Blüthenhaaren mancher Arten aus Leukoplasten, sonst, ähnlich wie in den übrigen Fällen aus blassgrünen stärkeführenden Chloroplasten.

Die rothe Frucht von Bryonia dioica enthält in ihren epidermalen und subepidermalen Zellen kleine rosenrothe, im tieferen Parenchym grössere orangegelbe Chromoplasten; letztere enthalten jedoch zuweilen rothe Einschlüsse. Sämmtliche Chromoplasten besitzen rundliche Gestalt, undeutliche innere Struktur. Sie entstehen in der Epidermis aus Leukoplasten, im Parenchym aus tief-grünen stärkeführenden Chloroplasten (Taf. III, Fig. 22).

Rubiaceae.

Die Chromoplasten der Blüthe von Galium verum sind sehr klein, unregelmässig scheibenförmig, enthalten deutliche Grana.

Caprifoliaceae.

Ueber die Früchte der Lonicera-Arten vgl. p. 130.

Dipsacaceae.

Die blassgelben Blüthen von Cephalaria leucantha sind durch Zellsaft gefärbt.

Compositae.

Die rothe Farbe der Blüthen rührt ausnahmslos vom Zellsaft her; das Gleiche gilt in gewissen, wenig zahlreichen Fällen von der gelben (Dahlia variabilis, manche Cynarocephalae). In den übrigen Fällen ist das gelbe Pigment Chromoplasten eingelagert. Diese besitzen ein sehr zartes früh verschwindendes Stroma mit grossen Grana, welche in der offenen Blüthe allein noch vorhanden und von den meisten Autoren als Farbkörper beschrieben worden sind. Eiweisskrystalle habe ich bei Chrysanthemum phoeniceum (s. o. p. 114), Farbstoffkrystalle in keinem einzigen Falle beobachtet. Das Stroma ist klein, zart, scheibenförmig, von rundlicher (Senecio Jacobaea), ganz unregelmässiger (Calendula arvensis, Crepis polymorpha), zuweilen verlängerter (Doronicum latifolium) Gestalt. Die Grana sind, wie gesagt, gross, sehr deutlich, zuweilen (Doronicum latifolium) aber keineswegs immer hauptsächlich an der Peripherie angehäuft.

In den ziemlich selten vorkommenden gelben Blüthen bei den Cynarocephalae dürfte in den meisten Fällen das Pigment im Zellsaft aufgelöst sein. Bei Centaurea macrocephala fand ich gelbe Chromoplasten und farblosen Zellsaft, bei C. Centaurium dagegen Leukoplasten und gelben Zellsaft.

Litteraturverzeichniss zu der systematischen Uebersicht der untersuchten Chromoplasten.

(Vgl. das Litteraturverzeichniss p. 87.)

Acanthaceae.

Thunbergia alata. Fritsch, l. c. p. 225, Fig. 31.

— aurantiaca. Hildebrand, l. c. p. 64.

Araceae (Früchte).

Arum italicum, Trécul, l. c. p. 153, pl. 5, Fig. 33—34.

— maculatum. Weiss, Allg. Bot. p. 126, Fig. 7. Fritsch, l. c. p. 224.

Balsaminaceae.

Impatiens longicornu. Fritsch, p. 189, Fig. 1—3.

Berberideae.

Berberis ilicifolia. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Asperifolieae.

Cerinthe aspera. Fritsch, p. 193, Fig. 7.

Bromeliaceae.

Dyckia remotiflora. Hildebrand, p. 64.

Cannaceae.

Canna gigantea. Hildebrand, p. 71, Fig. 13.

— indica. Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, p. 165, Taf. I, Fig. 10—11.

Caprifoliaceae (Früchte).

Lonicera xylosteum. Schimper, Bot. Zeit. 1883, Sp. 143. — A. Meyer, Chlorophyllkorn p. 46. — Ders., Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

Lonicera etrusca. Trécul, l. c. p. 154, pl. 5, Fig. 39.

— caprifolium. Id. ibid.

Celastraceae (Arillus).

Celastrus scandens. Fritsch, p. 210, Fig. 23.

Evonymus europaeus. Weiss, 1864, p. 17, Fig. 23. — Schimper, Bot. Zeit. 1883, Sp. 140. — Fritsch, p. 208, Fig. 22. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

Evonymus latifolius. Fritsch, p. 206, Fig. 20, 21.

Commelynaceae.

Tradescantia undulata. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 377.

Compositae.

Bellis perennis. Schimper, Bot. Zeit. 1883, Sp. 144.

Calendula officinalis. Fritsch, p. 194, Fig. 8—9. — Hildebrand, p. 64.

Chrysanthemum phoeniceum. Schimper, l. c. Sp. 158.

Coreopsis bicolor. Frommann, l. c..

Doronicum Pardalianches. A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 509.

Gazanea splendens. Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, p. 169, Fig. 20—24. — A. Meyer, Chloroghyllkorn, p. 51. — Ders., Bot. Zeit. 1883, Sp. 510.

Helenium autumnale. Trécul, l. c. p. 158, pl. 5, Fig. 41.

— annuus. Trécul, p. 158, pl. 5, Fig. 43. — Hofmeister, l. c. p. 378.

Rudbeckia laciniata. Fritsch, p. 198.

Senecio Ghisbrechtii. Schimper, l. c. Sp. 140.

— vulgaris. A. Meyer, Bot. Zeit. Sp. 506.

Tagetes erecta. Trécul, p. 158, pl. 5, Fig. 42. — Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, p. 167, Fig. 12—17.

Tagetes glandulifera. Fritsch, p. 195, Fig. 10.

Taraxacum dens-leonis. Trécul, p. 158.

Zinnia elegans. Hildebrand, p. 64 u. 71.

Coniferae (Arillus).

Taxus baccata. Schimper, l. c. Sp. 137. — Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 511. — Fritsch, l. c. p. 212, Fig. 25.

Crassulaceae.

Echeveria floribunda. Meyer, Chlorophyllkorn p. 2. — Ders., Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

Greenovia aurea. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Cruciferae.

Alyssum montanum. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Cheiranthus Cheiri. Hildebrand, p. 65.

Erysimum Periscianum. Ders., p. 64.

Cucurbitaceae.

Bryonia dioica (Frucht). Fritsch, p. 213, Fig. 26—29. — Meyer, Bot. Zeit. Sp. 511.

Cucurbita Pepo (Blüthe). Weiss, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1866, p. 160, Taf. I, Fig. 1—5. — Ders., Allg. Bot. p. 127, Taf. I, Fig. 9 u. 10. — Schimper, l. c. Sp. 144. — Strasburger, Botan. Practicum 1884, p. 60.

Dilleniaceae.

Dillenia scandens. Hildebrand, p. 66.

Hibbertia dentata. Ders. p. 65.

Gesneraceae.

Aeschynanthus ramosissimus. Weiss, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1866, p. 162, Taf. I, Fig. 6—9. — Derselbe, Allg. Bot. p. 129, Taf. II, Fig. 3. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 526 und 529.

Columnea Schiedeana. Meyer, Bot. Zeit. Sp. 506.

Eccremocarpus scaber. Hildebrand, p. 64, Fig. 7. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

Tydaea hybrida. Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, p. 178. — Ders., Allg. Bot. p. 129, Taf. 2, Fig. 3.

Iridaceae.

Crocus. Hofmeister, l. c. p. 378.

Iris Pseudacorus. Schimper, l. c. Sp. 143.

— squalens. Weiss, Allg. Bot. p. 132, Taf. II, Fig. 18.

Liliaceae.

Aloë subverrucosa. Hildebrand, p. 63.

Asparagus officinalis (Frucht). Trécul, p. 151, pl. 5, Fig. 25. 26. 27. — Strasburger, Bot. Practicum, p. 65.

Asparagus verticillatus (Frucht). Weiss, 1864 p. 19. Fig 25—26. — Allg. Botan. p. 127.

Asphodeline lutea. Schimper, l. c. Sp. 141.

Colchicum. Hofmeister, l. c. p. 378.
Convallaria majalis. Fritsch, p. 210, Fig. 24.
Fritillaria imperialis. Hildebrand, p. 65.
Hemerocallis fulva. Hildebrand, p. 65. — Weiss, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1866, p. 172. — Schimper, Sp. 138. — Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.
Hemerocallis graminea. Schimper, Sp. 139.
Lachenalia quadricolor. Hildebrand, p. 65.
Lilium bulbiferum. Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, p. 170, Fig. 26. 27. — Schimper, Sp. 140.
Lilium chalcedonicum. Hildebrand, p. 64.
— croceum. Schimper, Sp. 140. — Strasburger, l. c. p. 60.
— spectabile. Meyer, Chlorophyllkorn p. 11.
Narcissus pseudo-narcissus. Meyer, Bot. Zeit. 1883. Sp. 506.
Tulipa Gesneriana. Schimper, Sp. 144. — A. Meyer, Botan. Zeit. 1883, Sp. 506. 507.
Tulipa silvestris. Hildebrand, p. 65.
— suaveolens. Ders. ibid.

Linaceae.

Linum suffruticosum. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 510.
— trigynum. Hildebrand, p. 65.

Loasaceae.

Caiophora lateritia. Hildebrand, p. 64.

Lobeliaceae.

Siphocampylus manettiaefolius. Trécul, p. 158, pl. 5, Fig. 46.

Musaceae.

Strelitzia Reginae. Mohl, Veget. Zelle, p. 48. — Hildebrand, p. 64. — Meyer, Chlorophyllkorn p. 11. — Ders., Bot. Zeit. 1883. Sp. 526.

Nymphaeaceae.

Nuphar luteum. Schimper, Sp. 137.

Onagraceae.

Oenothera biennis. Fritsch, p. 192, Fig. 6.

Orchidaceae.

Bletia Tankervilliae. Hildebrand, p. 69.
Cypripedium pubescens. Ders. p. 65.
Maxillaria triangularis. Schimper, Sp. 145, Fig. 46—49.
Neottia nidus-avis. Hildebrand, p. 66 — Prillieux, l. c. — Wiesner, l. c. p. 576 f. — Schimper, Sp. 125. — Drude, p. 17.

Orobancheae.

Orobanche rubens. Wiesner, p. 582.

Oxalideae.

Oxalis compressa. A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Palmae.

Chamaedorea Sartorii. Trécul, p. 151, pl. 5, Fig. 21 u. 22.

Papaveraceae.

Argemone mexicana. Hildebrand, p. 65.
Glaucium fulvum. Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, p. 172, Fig. 28. — Ders., Allg. Bot. p. 126, Taf. I, Fig. 8.

Papilionaceae.

Cytisus ramosissimus. Meyer, Bot. Zeit. 1883. Sp. 506.

Edwardsia grandiflora. Hildebrand, p. 65. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Polemoniaceae.

Gilia tricolor. Hildebrand, p. 65.

Primulaceae.

Primula officinalis. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Ranunculaceae.

Adonis autumnalis. Hildebrand, p. 63, Fig. 5.

— flammeus. Strasburger, Bot. Practicum p. 64.

— vernalis. Weiss, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1866, p. 177, Fig. 31. — Allg. Bot. p. 129, Taf. II, Fig. 2.

Eranthis hyemalis. Hildebrand, p. 65. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 508.

Ranunculus Ficaria. Meyer ibid. Sp. 508.

Rosaceae.

Crataegus coccinea (Frucht). Strasburger, Bot. Pract. p. 65, Fig. 27.

Geum montanum. Weiss, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1866, p. 168, Fig. 18—19.

Kerria japonica. Hildebrand, p. 65.

Pyrus aucuparia. Trécul, p. 156, pl. 5, Fig. 36. — Fritsch, p. 203, Fig. 17—19.

Pyrus Hostii. Ders., p. 206.

— americana. Trécul, p. 156, pl. 5, Fig. 37.

Rosa (Hypanthium). Schimper, Sp. 142. — A. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 511. — Strasburger, Bot. Pract. p. 65.

Rosa bicolor. Hildebrand, p. 70.

— canina (Hypanthium). Fritsch, p. 202, Fig. 14—16.

— rubiginosa. Trécul, p. 151.

Sorbus aria. Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

— aria-aucuparia. Ders. ibid.

— aucuparia. Ders., Chlorophyllkorn p. 45. — Schimper, Sp. 140.

Waldsteinia geoides. Hildebrand, p. 65.

Rubiaceae.

Rondeletia speciosa. Trécul, p. 158, pl. 5, Fig. 40.

Scrophulariaceae.

Digitalis ambigua. Fritsch, p. 199.

Russelia juncea. Hildebrand, p. 65.

Salpiglossis variabilis. Ders. ibild. Fig. 12—13.

Solanaceae (Früchte).

Capsicum annuum. Weiss, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1866, 172.

— baccatum. Ders., 1864, p. 18, Fig. 24.

— bicolor. Trécul, p. 155, pl. 5. Fig. 31. 32.

— cerasiforme. Hofmeister, l. c. p. 377.

Datura sanguinea (Blüthe). Meyer, Bot. Zeit. 1883, Sp. 506.

Lycium barbarum. Weiss, 1864, p. 1, Fig. 1—12. Allg. Bot. p. 126. — Hofmeister, l. c. p. 377.

Lycium vulgare. Trécul, p. 154, pl. 5, Fig. 38.

Lycopersicum esculentum. Trécul, p. 148, pl. 3, Fig. 1, 4. — Millardet, l. c. — Weiss, Allg. Bot. p. 133. — Strasburger, Bot. Pract. p. 65.

Physalis Alkekengi. Trécul, p. 157, pl. 5, Fig. 44—45.

Solanum capsicastrum (Frucht). Weiss, 1864, p. 13, Fig. 20—22. — Hofmeister, l. c. p. 377.

Solanum Berterii, Trécul, p. 158, pl. 4, Fig. 58, 59.

— dulcamara. Trécul, p. 151, pl. 4, Fig. 31—49. — Hofmeister, l. c. p. 377. — Weiss, 1864, p. 7. Fig. 14—19. — Schimper, Bot. Zeit. Sp. 137.

Solanum laciniatum. Weiss, 1864, p. 16. Fig. 13.

— Melongena. Weiss, 1864, p. 17.

— Pseudocapsicum. Trécul, p. 154, pl. 5, Fig. 38. — Weiss, 1864, p. 17. — Kraus, l. c.

Tropaeolaceae.

Tropaeolum aduncum. Schimper, Sp. 140.

— Lobbianum. Meyer, Chlorophyllkorn, p. 41. — Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

Tropaeolum majus. Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 378. — Weiss, Allg. Bot. p. 126, Taf. I, Fig. 5. — Schimper, Sp. 140. — Fritsch, p. 191, Fig. 4—5. — Meyer, Bot. Zeit. 1883. Sp. 511. — Strasburger, Bot. Pract. p. 59, Fig. 24.

Tropaeolum minus. Hildebrand, p. 71. — A. Meyer, Chlorophyllkorn, p. 42. — Bot. Zeit. 1883, Sp. 511.

Umbelliferae.

Daucus Carota. Schimper, Sp. 144. — Fritsch, p. 220, Fig. 28—30. — Meyer, Chlorophyllkorn, p. 48, Fig. 58. — Strasburger, Bot. Pract. p. 66, Fig. 28.

Violaceae.

Viola tricolor. Fritsch, p. 197, Fig. 11. — Meyer, Botan. Zeit. 1883, Sp. 506, 507. — Strasburger, Bot. Pract. p. 61, Fig. 25.

---

4. Ueber die feinere Struktur der Chloroplasten[1].

Die Zusammensetzung der Chlorophyllkörner hat die Botaniker schon relativ sehr früh beschäftigt. In seiner grundlegenden Dissertation des Jahres 1837 bringt Mohl schon eine grosse Anzahl dies-

1) Litt.: H. v. Mohl, Ueber die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls (Diss. vom Jahre 1837). Verm. Schriften p. 349 (daselbst die ältere Litteratur). — Nägeli, Zeitschr. für wiss. Bot., Heft 3 u. 4, 1846. — H. v. Mohl, Bot. Zeit. 1855. — Trécul, Ann. des sciences naturelles Bot., 4. sér., Bd. 10. 1858. — J. Sachs, Flora 1862, No. 9, 11 u. 14. — Ders., Ibid. 1863, No. 13 und 14. — Pringsheim, Ueber das Hypochlorin und die Bedingungen seiner

bezüglicher Angaben, unter welchen die 1814 ausgesprochene Ansicht G. R. Treviranus', dass die Chlorophyllkörner aus einem eiweissartigen Stoff und einem Pigment bestehen, hervorgehoben zu werden verdient. Neben anderen wichtigen neuen Sätzen spricht sich in dieser Arbeit Mohl dahin aus, dass die Chlorophyllkörner aus einer in Alkohol und Aether löslichen, grünen Substanz und einer farblosen, mit Jod gelb sich färbenden („einer Proteïnsbstanz") die die Form des Chlorophyllkorns bestimmt, bestehen. Die Arbeit war zum grossen Theil der Widerlegung der von Sprengel aufgestellten, von Turpin, Raspail, Meyen vertheidigten Annahme, dass die Chlorophyllkörner kleine Zellen, „Bläschen", seien, gewidmet. Durch die Mohl'sche Arbeit wurde allerdings die Bläschentheorie noch keineswegs aus der Welt geschafft und fand namentlich in Nägeli einen gewichtigen Vertheidiger. Mohl trat darauf 1855 mit einer neuen inhaltsreichen Arbeit, die hauptsächlich gegen die Anschauungen Nägeli's gerichtet, die Bläschentheorie, welche sich bekanntlich nicht blos auf die Chlorophyllkörner, sondern auch auf die Zellkerne, Stärkekörner u. s. w. erstreckte, definitiv widerlegt. Der Gnadenstoss endlich wurde der Bläschentheorie von ihrem begeistertsten Anhänger, Trécul, in einer Arbeit, welche manche gute Beobachtung inmitten eines Labyrinths wunderbarer Theorien verborgen enthält, unwillkürlich versetzt. Jetzt [1]) gehört die Bläschentheorie ganz und gar der Vergangenheit an; die Mohl'sche Ansicht hat sich als die richtige herausgestellt und ist

---

Entstehung in der Pflanze. Monatsber. der Berl. Akad. d. Wiss. vom November 1879. — Pringsheim, Unters. über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Pringsh. Jahrb. Bd. XII. — Frommann, Beob. über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Jena 1880. — Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882. — Arth. Meyer, Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883. — G. Klebs, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, I, 2. Leipzig 1883. — Frommann, Struktur, Lebenserscheinungen und Reactionen thierischer und pflanzlicher Zellen. Jena 1884. — A. Tschirch, Ber. der deutsch. botan. Gesellschaft, Bd. I, p. 202 und Unters. über das Chlorophyll, 1884. — Fr. Schmitz, Pringsh. Jahrb. Bd. XV, Heft 1. — G. Klebs, Bot. Zeit. 1884, No. 36.

1) Noch spukt die Bläschentheorie sogar in einzelnen der neuesten Arbeiten. Siehe z. B. Tschirch l. c. Auf diese auf ganz unrichtigen Beobachtungen und Missverständnissen beruhenden Angaben braucht hier nicht näher eingegangen zu werden.

durch die Arbeiten Sachs' zu allgemeiner Anerkennung gebracht worden. Die von dem letzteren Autor 1862 veröffentlichte „Uebersicht der neueren Forschungen über das Chlorophyll" bringt die definitive Lösung der Frage im Mohl'schen Sinne zusammen mit den Resultaten wichtiger eigener Forschungen. Sachs formulirt als feststehendes Resultat der früheren Arbeiten, namentlich der Mohl'schen und der seinigen, den Satz, dass das Chlorophyllkorn „aus einer Grundmasse von gallert- bis schleimartiger Consistenz besteht, die ihren chemischen Eigenschaften nach eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Protoplasma hat; dass der grüne Farbstoff in dieser Substanz in ausnehmend geringer Menge eingelagert ist, von ihr durch seine chemische Beschaffenheit und seine Löslichkeit in verschiedenen Lösungsmitteln verschieden ist; dass endlich in der Grundmasse des Chlorophylls gewöhnlich Stärkekörner, zuweilen Oeltröpfchen entstehen, deren genetisches Verhältniss zum Chlorophyll selbst noch nachzuweisen ist."

Der folgende Jahrgang der Flora brachte eine neue Arbeit Sachs' über den gleichen Gegenstand, welche unsere Kenntniss der Chlorophyllkörner in einem sehr wesentlichen Punkte erweiterten: Sachs liefert nämlich in dieser neuen Arbeit den Nachweis, dass die Grundmasse der Chlorophyllkörner aus Protoplasma besteht, wobei er aber ausdrücklich hervorhebt, dass damit „keineswegs gesagt sein soll, dass die Grundmasse des Chlorophylls genau dasselbe sei, wie das gewöhnliche farblose Protoplasma . . . . . Es soll in der ausgesprochenen Ansicht vielmehr nur eine genetische Uebereinstimmung zwischen dem grünen und dem farblosen Protoplasma zum Bewusstsein gebracht werden, eine Uebereinstimmung, wie sie zwischen Protoplasma und Zellkern gewiss auch besteht, im Gegensatz zu den trägen und passiven Gebilden der Zelle, wie sie uns in den Stärkekörnern, Fettkörnern und in der Zellhaut entgegentreten." Seine Ansicht stützte Sachs ausser auf physikalischen Analogien auch auf den Resultaten einer eingehenden mikrochemischen Untersuchung der farblosen Grundlage der Chlorophyllkörner.

Diese Arbeiten liessen die Frage nach der Art der Vertheilung des Farbstoffs im Chromatoplasma vollständig unberührt. Einen wesentlichen Fortschritt in dieser Hinsicht brachten die Untersuchungen Pringsheim's; derselbe fasste nämlich die Resultate

ausgedehnter Beobachtungen dahin zusammen, dass die protoplasmatische Grundlage des Chlorophyllkorns und das Pigment mit einander nicht chemisch gebunden sind, dass erstere ein schwammartiges Gerüst darstellt, das **Stroma**, welches von einer grüngefärbten Lösung durchtränkt ist; diese Lösung besteht aus einem flüssigen Oel, welches das Chlorophyll gelöst enthält.

Zwar hatte **Pringsheim** diese Strukturverhältnisse nicht am intakten Chlorophyllkorn beobachtet. „Die Constanz und Gleichmässigkeit, mit welcher dieser schwammförmig-poröse Bau bei vorsichtiger Behandlung bei allen Chlorophyllkörpern hervorgerufen wird“, zeigt jedoch zur Genüge, dass in demselben „die normale Struktur“ des Chlorophyllkorns zu erblicken ist. „Die festen Bestandtheile bilden das Gerüste, das Oel und der in demselben gelöste Chlorophyllfarbstoff durchtränken dasselbe und füllen seine Poren aus.“ . . . . „Nur die völlige Durchtränkung mit Oel lässt dasselbe im normalen Zustande homogen erscheinen.“

Wie gesagt, kommt die erwähnte Struktur bei sehr verschiedenartiger Behandlung zum Vorschein, als Wirkung feuchter Hitze, bei der Behandlung mit Lösungsmitteln oder mit verdünnten Säuren und unter dem Einfluss intensiven Lichtes. So fand **Pringsheim** bei der combinirten Einwirkung von Wärme und Salzsäure „die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper ebenso intact und unter denselben Formen, wie bei der Entfärbung der Chlorophyllkörper durch Lösungsmittel.“ Die flüssigen Bestandtheile werden durch dieses Verfahren vollständig von der soliden Grundsubstanz der Chlorophyllkörper getrennt, und es zeigt sich, dass letztere „eine Differenzirung und Anordnung ihrer Substanz zeigt, welche eine bemerkenswerthe, allen Chlorophyllkörpern, überhaupt allen Chlorophyllmassen gemeinsame Structur verräth. Sie besteht aus einem balkenartigen Gerüste oder Gitterwerke von dichterer Substanz, dessen Zwischenräume oder Maschen vor der Erwärmung und vor der Behandlung mit verdünnten Säuren von dem weichen, halbflüssigen oder flüssigen Träger des Farbstoffes erfüllt und durchtränkt waren.“

Das durch intensives Licht entfärbte Chlorophyllkorn bildet ebenfalls seiner Structur nach „ein mehr oder minder deutliches, schwammförmiges Gerüste, welches vollkommen den Gerüsten gleicht, die durch andere Behandlungsweise, durch Lösungsmittel, verdünnte

Säuren, feuchte Wärme aus den Chlorophyllkörnern gewonnen werden können". Der Umstand, „dass die verschiedenen Behandlungsweisen, durch Wärme, durch Salzsäure, durch Lösungsmittel, durch Licht ganz ohne Einfluss auf die Erscheinung sind, zeigt offenbar, dass in dem Bau der entfärbten Chlorophyllkörper sich die normale Structur und Organisation derselben im natürlichen Zustande ausdrückt."

Diese Ergebnisse der Untersuchungen Pringsheim's wurden durch die Beobachtungen Schmitz' und A. Meyer's in den Hauptpunkten bestätigt. Beide Forscher nehmen mit Pringsheim an, dass das Stroma nicht aus einem homogenen Plasmakörper besteht, sondern eine schwammig-poröse Structur besitzt. Ueber die Details dieser Structur weichen allerdings Schmitz und Meyer von einander und von Pringsheim in einigen Punkten ab.

Beide Forscher, namentlich der letztere, bestätigen in der Hauptsache die Beobachtungen Pringsheim's; sie nehmen nämlich beide an, dass das Stroma nicht aus einem homogenen Plasmaklumpen besteht, sondern eine poröse Structur besitzt. Ueber das Wesen dieser Structur weichen allerdings ihre Ansichten von einander ab.

Nach Schmitz stellt die plasmatische Grundlage der Chromatophoren ein netzfibrilläres Gerüst dar, welches von einer Farbstofflösung duschtränkt ist, wobei er es dahingestellt lässt, „ob diese färbende Lösung in den lebenden Chromatophoren ausschliesslich das Netzgerüst der Grundsubstanz durchtränkt und färbt oder ob dieselbe als Lösung die Hohlräume dieser Grundsubstanz ausfüllt, diese letztere selbst aber ungefärbt bleibt". Er glaubt jedoch aus der Gesammtheit seiner „Beobachtungen über die Chromatophoren die Annahme herleiten zu sollen, dass die netzig-poröse Grundsubstanz der Chromatophoren selbst von Farbstoff durchdrungen sei, nicht aber eine gefärbte Lösung die Hohlräume dieses Gerüstes erfülle." Schmitz hatte damals blos die Chromatophoren der Algen untersucht, die, wie nachher gezeigt werden soll, für die Entscheidung dieser Fragen höchst ungünstig sind; auch waren seine Beobachtungen viel weniger an lebendem als an mit Pikrinsäure gehärtetem Material angestellt worden, indem seiner Meinung nach letzteres Reagens die feinere Structur unverändert erhält, aber deutlicher zum Vorschein bringt, — eine Annahme, welcher ich mich

nicht anschliessen kann. In seiner letzten Publikation spricht sich Schmitz weniger bestimmt aus und giebt die Möglichkeit anderer Erklärungen zu.

A. Meyer hat seiner Ansicht eine ziemlich unbestimmte Form gegeben; nach ihm liegen in einer farblosen oder beinahe farblosen Grundlage — die Entscheidung über diesen Punkt ist ihm nicht möglich gewesen — dunkel gefärbte Körner, die er Grana nennt, eingebettet. Diese Grana besitzen wiederum vielleicht ebenfalls eine aus Gerüstsubstanz bestehende Grundlage; oder, und es scheint ihm das Wahrscheinlichere zu sein, sie bestehen aus einer hohlkugeligen Schale, welche einen in Wasser löslichen Einschluss umgiebt. Dass nämlich die Grana nicht aus reinem Chlorophyll bestehen, geht nach ihm daraus hervor, dass sie in Wasser durch osmotische Anziehung aufquellen, während der Chlorophyllfarbstoff in letzterem unlöslich ist.

Meine Beobachtungen an den Chloroplasten haben mir gezeigt, dass dieselben höchst wahrscheinlich ganz genau die gleiche Structur besitzen, wie die Chromoplasten, ohne jedoch nach meinen bisherigen Beobachtungen dieselbe in so evidenter Weise erkennen zu lassen, als es bei einigen der letzteren der Fall ist. Die Chloroplasten bestehen demnach aus einem farblosem Stroma mit zahlreichen, von einer grünen zähflüssigen Substanz erfüllten Vacuolen. Meine Ansicht stimmt mehr mit derjenigen Meyer's als derjenigen Schmitz' überein, und da die grünen Kugeln des ersteren nichts anderes sind, als meine Vacuolen, so glaube ich, um Confusion zu vermeiden, die wenig zutreffende Bezeichnung Grana aufrechthalten zu müssen, wie ich es bereits für die Chromoplasten gethan. Chloroplasten mit Farbstoffkrystallen habe ich nie beobachtet.

Wie gesagt, habe ich so günstige Objecte, wie gewisse Chromoplasten, an Chloroplasten nie gehabt; nirgendswo habe ich wie bei Oncidium amictum oder Equisetum arvense ganz vereinzelte, weit von einander getrennte Farbstofftröpfchen beobachtet; überall sind in den Chloroplasten wie in der Mehrzahl der Chromoplasten die Grana dicht gedrängt. Die Analogie zwischen Chromoplasten mit dicht gedrängten Grana und Chloroplasten ist aber eine vollständige und man kann sich auch bei letzteren leicht überzeugen, dass grüne,

netzig verbundene Fasern nicht vorhandern sind, sondern dass vielmehr grüne Kugeln in einer farblosen oder beinahe farblos erscheinenden Grundmasse eingebettet sind; dass es sich so verhält, zeigen flach-scheibenförmige Chloroplasten und namentlich, wie es bereits auch Meyer angiebt, solche, die in dünner Schicht ein grosses Stärkekorn oder einen Proteïnkrystall überziehen; da liegen nämlich die Grana in einfacher Schicht neben-, nicht übereinander, und man kann sich mit aller Evidenz überzeugen, dass dieselben nicht den Querschnitt von Fasern darstellen, sondern wirklich Kugelgestalt besitzen. Schöne Fälle dieser Art liefern zahllose Orchideen.

Schmitz ist der Meinung, dass es nicht möglich sein würde, zu entscheiden, ob farblose Körner (oder Tröpfchen) in einer grünen Grundlage oder grüne Körner in einer farblosen vorliegen. „Sind in einer grüngefärbten Grundmasse kleine Körnchen oder Tröpfchen stärkerer Lichtbrechung vertheilt, so kommt bei den obwaltenden Dimensionen der fraglichen Körper im Mikroskope dasselbe Bild zu Stande wie bei der Vertheilung grüner Körnchen oder Tröpfchen in einer schwächer lichtbrechenden farblosen oder schwach gefärbten Grundmasse." Abgesehen davon, dass die Grana kaum stärker lichtbrechend erscheinen als das plasmatische Stroma, trifft die Bemerkung von Schmitz nur für sehr dicke Chlorophyllkörper und sehr kleine Einschlüsse zu; sehr häufig enthalten die Chloroplasten der Orchideen farblose, stark lichtbrechende Oeltropfen; in dünnen Chloroplasten kann man keinen Augenblick daran zweifeln, dass dieselben wirklich farblos seien, auch wenn sie nicht grösser oder sogar kleiner sind als die Grana; in auffallender Weise unterscheiden sich die letzteren durch dunkle Färbung von den farblos oder beinahe farblos erscheinenden Tröpfchen, obgleich letztere bedeutend stärker lichtbrechend sind, daher nach der Annahme Schmitz' dunkler erscheinen müssten.

Diese Beobachtungen sammt der Analogie mit den Chromoplasten machen es, wie ich glaube, höchst wahrscheinlich, dass wir es mit kugeligen Einschlüssen in plasmatischer Grundmasse zu thun haben.

Viel schwieriger ist die Entscheidung der Frage, ob das Stroma ganz farblos ist oder nicht; ersteres ist mir nach der optischen

Erscheinung sowie nach der Analogie mit den Chromoplasten bei weitem das wahrscheinlichere, ja so gut wie sicher. Ich bin allerdings ebensowenig wie Meyer zu einer ganz unzweifelhaften Feststellung dieses Punktes gekommen; die Analogie zwischen der Vertheilung des Farbstoffes in Chloroplasten und Chromoplasen ist aber im Uebrigen so gross, dass ich mich berechtigt glaube, auch den Chloroplasten ein ganz farbstofffreies Plasma zuzuschreiben. Schwer ist es es ebenfalls, eine bestimmte Vorstellung der Zusammensetzung der Grana zu erhalten; A. Meyer lässt es dahingestellt, ob die festen grünen Kugeln eine plasmatische Grundlage besitzen oder nicht; da nach der Behandlung mit Lösungsmitteln Hohlräume entstehen, so scheint es mir kaum zweifelhaft, dass eine solche plasmatische Grundlage ebensowenig existirt als bei den Chromoplasten, wo wir es mit typischen Vacuolen zu thun haben.

Was endlich die physikalische Beschaffenheit der Grana betrifft, so kann, glaube ich, keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe zähflüssig sei, indem leichte Eingriffe, die ein schwaches Aufquellen des Stroma bedingen, schon Zerrungen und Gestaltsänderungen der Grana hervorbringen; ein Aufquellen der Grana habe ich nie beobachtet.

Demnach bleiben immerhin die feineren Structurverhältnisse der Chloroplasten weniger aufgeklärt als diejenigen der Chromoplasten und sind weiterer Forschung bedürftig; aller Wahrscheinlichkeit nach wird sich eine vollständige Analogie zwischen Chloroplasten und Chromoplasten dabei herausstellen.

Diese Fragen verlassend, will ich noch einige Beobachtungen über die unmittelbar sichtbaren Structurverhältnisse hinzufügen.

Es wird sich zunächst fragen, ob die beschriebene Structur allgemein direct sichtbar ist oder nicht. Dass sie äusserst verbreitet sei, geht schon aus älteren Beobachtungen hervor. Beinahe alle Forscher, die sich mit den Chlorophyllkörpern näher beschäftigten, haben ausser den Stärkekörnern feine Körnchen in denselben beobachtet; schon Mohl und Böhm erwähnen dieselben; sie dürften wohl aber theilweise die häufigen farblosen Oeltröpfchen im Auge gehabt haben. Ebenfalls sind die von Mikosch bei seinen Beobachtungen über die Chloroplasten der Hartwegia comosa gesehenen Körnchen, die keine Stärke waren, vielleicht die bei dieser Pflanze

überaus deutlichen Grana; allerdings enthalten hier die Chloroplasten zum Theil auch Oeltropfen. Die Grana sind früher von Strasburger bei Mnium beobachtet und als Chromatosomen bezeichnet worden. Endlich hat namentlich A. Meyer diese Gebilde bei einer Anzahl Gewächse, vorwiegend Monocotylen, nachgewiesen; er lässt es aber dahingestellt, ob sie allen Chsoroplasten zukommen oder nicht.

Meine Untersuchungen haben mir gezeigt, dass sehr deutliche Grana in den Chloroplasten aller Pteridophyten und Phanerogamen vorhanden sind.

Als schönstes Beispiel für das Vorkommen der Grana erwähnt Meyer Acanthephippium silhetense; es ist mir leider nicht möglich gewesen, diese Pflanze, welche in der That, nach Meyer's Abbildung, grössere Grana als irgend eine mir bekannte Pflanze besitzt und sich daher ganz besonders für die fernere Untersuchung empfiehlt, zu erhalten. Sehr schöne Grana kommen auch den meisten übrigen Orchideen zu; es ist mir kaum möglich, einen besonsers günstigen Fall unter denselben zu erwähnen. Geradezu aber die ungeeignetsten Objecte sind die von Meyer empfohlenen grossen Chloroplasten ergrünter Scheinknollen von Phajus grandifolius; dieselben sind nämlich, wie wir nachher sehen werden, von farblosen Oeltröpfchen, die die ohnedies wenig deutlichen Grana ganz verdecken, dicht erfüllt; diese Oeltröpfchen sind von Meyer für die Grana gehalten worden und in den gleichen Irrthum, der allerdings die Bedenken von Schmitz zu rechtfertigen scheint, ist derselbe Forscher in Bezug auf die Chloroplasten alter Blätter von Iris gefallen.

Ausser den Orchideen sind, wie erwähnt, durch deutliche Grana ausgezeichnet die Sempervivum- und Echeveria-Arten, wo allerdings vor Verwechselungen mit Oeltropfen zu warnen ist, ganz besonders aber die Blätter von Umbilicus pendulus. Zur Unterscheidung der Oeltropfen von den Grana sind in allen zweifelhaften Fällen die in einem späteren Kapitel beschriebenen Eigenschaften der ersteren, namentlich ihr Verhalten gegen Osmiumsäure, vollständig hinreichend; wo die Grana hinreichend gross, sind Verwechselungen überhaupt nicht möglich.

Unter den Pteridophyten sind namentlich die Farnprothallien durch sehr deutliche Grana ausgezeichnet.

Während die zahlreichen untersuchten Phanerogamen und Farne mir ausnahmslos die erwähnte Structur zeigten, tritt bei den Moosen eine vereinzelte, eigenartige Ausnahme auf, welche bei den Algen zur allgemeinen Regel wird. Bereits im ersten Theil dieser Arbeit habe ich die grosse Aehnlichkeit der Chloroplasten von Anthoceros mit denjenigen der Algen, namentlich Coleochaete und Verwandten, hervorgehoben. Während nämlich bei allen übrigen Moosen und bei allen höheren Gewächsen deutliche Grana vorhanden sind, erscheinen die Chloroplasten von Anthoceros im lebenden Zustande ganz homogen grün oder nur äusserst fein punktirt, und das Gleiche gilt von sämmtlichen Algen. Wo bei den Algen eine feinkörnige Structur überhaupt sichtbar ist, wie zuweilen bei Spirogyra majuscula, wo sie von Schmitz entdeckt wurde, ist sie überaus zart, die Grana ausserordentlich klein und mit denjenigen keiner höheren Pflanze entfernt vergleichbar. Immerhin zeigt dieses Beispiel sowie die ganz ähnlichen Structurveränderungen, welche durch Reagentien, z. B. Pikrinsäure, hervorgerufen werden, dass wir es bei den Algen und bei Anthoceros im Wesentlichen mit den gleichen Structurverhältnissen wie bei den höheren Pflanzen zu thun haben, mit dem einzigen Unterschied, dass bei ihnen die Grana viel kleiner und dichter gedrängt sind.

Ganz ähnlich wie die Chloroplasten der grünen Algen verhalten sich die Chromoplasten der Rhodophyceen und Phaeophyceen; Schmitz konnte an denselben im lebenden Zustand irgend welche Zeichen einer feineren Structur nicht erkennen und ich habe dieselben durchaus homogen gefunden.

Bereits zeigt sich bei manchen grünen Algen der Farbstoff nicht gleichmässig vertheilt, sondern hauptsächlich in den Randtheilen der Chromatophoren eingelagert; namentlich zeichnen sich in dieser Hinsicht die Chromatophoren vieler Spirogyren aus. Diese Erscheinung, welche wir bereits bei den Chromoplasten vieler Blüthen kennen lernten, zeigt sich mit noch viel grösserer Deutlichkeit, als bei den Algen, bei einigen höheren Gewächsen. Sehr schön sieht man z. B. in den Chloroplasten der Farnprothallien die Grana hauptsächlich zu einem peripherischen Kranz gedrängt, innerhalb welcher sie viel lockerer vertheilt sind;

noch schöner vielleicht kommt eine ähnliche Erscheinung bei den Moosen vor, namentlich in Sporogonien (Taf. II, Fig. 21). Bei den Phanerogamen habe ich derartige Structurverhältnisse nicht beobtet; da sind die Grana meist ziemlich gleichmässig vertheilt. Es giebt aber doch Fälle, wo sich Verschiedenheiten zeigen, so namentlich bei Hartwegia comosa, wo in den Blättern und Wurzeln die Grana in der Mitte zahlreicher und grösser sind als am Rande; in diesen Chloroplasten befinden sich übrigens häufig Oeltröpfchen, die die Beobachtung erschweren.

Merkwürdige Veränderungen treten unter dem Einfluss verschiedener Reagentien, schon, und zwar namentlich schön, des Wassers, in den Chloroplasten ein. Bereits hatte Rosanoff bei Bryopsis an frei in Seewasser liegenden Chlorophyllkörnern eine Areolenzeichnung beobachtet, welche Hofmeister, der die eben erwähnte Entdeckung zuerst veröffentlichte, mit der Streifung der Zellhaut verglich. Aehnliche Beobachtungen hat Klebs an den aufgequollenen Chloroplasten von Euglena gemacht und ausführlicher beschrieben; diese Angaben wurden der Sache nach von Schmitz bestätigt und ich habe nicht blos bei Bryopsis (Taf. II, Fig. 11), sondern bei zahlreichen anderen Gewächsen, eine ähnliche Streifung in mehr oder weniger schöner Weise, sehr auffallend z. B. bei Anthoceros, beobachtet. Unzweifelhaft sind dies, wie Schmitz es hervorhebt, nicht Erscheinungen, aus welchen sich ohne Weiteres Schlüsse auf die Structur intakter Chromatophoren ziehen lassen. Nichtsdestoweniger verdienen sie wegen ihrer grossen Regelmässigkeit Beachtung, um so mehr, als es Klebs gelungen ist, die Zeichnung an lebenden Chromatophoren abwechseld auftreten und wieder verschwinden zu lassen. Dieselbe ist der mehr oder weniger veränderte Ausdruck sehr eigenthümlicher innerer Structurverhältnisse, über welche uns der intacte Zustand ebensowenig Rechenschaft giebt, als ein intacter Krystall die Richtung seiner Spaltungsflächen verräth. Ich glaube, dass spätere Untersuchungen diese merkwürdigen Erscheinungen in hohem Grade beachten müssen werden.

Ausser der erwähnten, mehr oder weniger deutlichen, krummradialen Streifung spielen sich unter dem Einflusse des Wassers noch andere Veränderungen in den Chloroplasten ab. Wo diese

scheibenförmig oder gestreckt waren, werden sie mehr oder weniger kugelig, quellen dabei bedeutend auf, die Grana werden zuerst deutlicher und verändern dann ihre Gestalt, indem sie sich in die Länge strecken; nach A. Meyer findet, wie schon erwähnt, ein Aufquellen der Grana statt, von dessen Vorhandensein ich mich nicht bestimmt überzeugen konnte. Manchmal tritt auch das von Meyer beschriebene Homogenwerden der Chloroplasten auf; dieselben werden ganz gleichmässig grün gefärbt. Worin alle diese eigenartigen Veränderungen beruhen, muss ferneren Forschungen überlassen bleiben.

5. Ueber den Einfluss des Lichtes und der Temperatur auf die Bildung und Zerstörung der Pigmente der Chromatophoren[1]).

Die hierher gehörigen Fragen sind zuerst von Sachs einer umfassenden und vielseitigen Bearbeitung unterworfen worden; später wurden einzelne derselben durch andere Forscher eingehender untersucht, so namentlich die Bedingung der Entstehung des Chlorophylls durch Wiesner und einige seiner Schüler, die Zerstörung des Chlorophylls und anderer Pflanzenfarbstoffe durch das Licht von Pringsheim, die durch Mitwirkung des Lichtes und niederer Temperatur bedingte Winterfärbung durch Kraus, Askenasy, Batalin, Wiesner und Haberlandt.

Nur wenige der zahlreichen hierher gehörigen Fragen sind es,

1) Litt.: J. Sachs, Experimental-Physiologie, 1865, woselbst auch die ältere Litteratur. — Goeppert, Sitzungsberichte des internat. Congresses zu Petersburg, 1869. — Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870, p. 27. — Wiesner, Unters. über die Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsb. der Wiener Akad. d. Wiss., I. Abth., Bd. 69. — Ders., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls in der lebenden Pflanze, Wien 1876. — Ders., Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze, Wien 1876. — Stöhr, Ebendas. Bd. 79. Abth. I. — Mikosch u. Stöhr, Sitzungsb. der k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien 1880, Bd. XXXV, I, p. 269. — N. Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Pringsheim's Jahrb. Bd. XII, Heft 3. — Fr. Elfving, Würzburger Arbeiten. Bd. 2, p. 495. — Im Vorigen sind nur einige der wichtigeren oder neueren Arbeiten zusammengestellt. Die Litteratur über die winterliche Färbung ist am Anfange des dies diesbezüglichen Paragraphen ausführlicher gegeben.

über welche ich im Folgenden einige Beobachtungen mitzutheilen habe; ich gedenke den Gegenstand später einer umfassenden Bearbeitung zu unterwerfen.

§ 1. Ueber einige Beziehungen der Chlorophyllbildung zum Lichte.

Seit längerer Zeit bereits weiss man, dass in gewissen Fällen die Chlorophyllbildung bei Lichtabschluss stattfindet. Die ersten diesbezüglichen Beobachtungen wurden von Sachs 1859 angestellt; derselbe fand nämlich, dass die Cotyledonen in vollständiger Dunkelheit gewachsener Coniferenkeimlinge (Pinus Pinea, silvestris, canadensis, Strobus, Thuja orientalis), dennoch reichlich Chlorophyll enthielten. Später zeigte Wiesner, dass die Keimpflanzen von Larix europaea sich abweichend verhalten, indem sie wie diejenigen der Angiospermen im Dunkeln vergeilen, und Frank lieferte den Nachweis, dass die Fähigkeit des Ergrünens bei Lichtabschluss auf die Cotyledonen beschränkt ist; die aus den Laubknospen sich entwickelnden Sprosse bedürfen des Lichtzutritts zu ihrer Ergrünung.

Ausser den Cotyledonen der Coniferen wird von Sachs auch den Farnwedeln die Fähigkeit, unabhängig vom Lichte Chlorophyll zu erzeugen, zugeschrieben.

Aus meinen noch nicht abgeschlossenen diesbezüglichen Untersuchungen glaube ich schon mit Wahrscheinlichkeit entnehmen zu können, dass bei allen niederen Pflanzen, bis zu den Moosen incl., die Chlorophyllbildung vom Lichte ganz unabhängig ist, während die Farne (im weitesten Sinne), sich theilweise ebenso verhalten, theilweise, wie die Angiospermen, des Lichts zur Ergrünung bedürfen.

Monate lang bei vollständigem Lichtabschluss cultivirte Chara- und Nitella-Arten lieferten äusserst lange, mit winzigen Blättern versehene Sprosse, die in ihrer Gestalt in hohem Grade das Aussehen etiolirter Pflanzen besassen, aber mindestens ebenso intensiv grün grfärbt waren, wie am Lichte gewachsene Individuen; es hatte eine äusserst reichliche Bildung von Chlorophyll in völliger Dunkelheit stattgefunden.

Ebenso cultivirte ich Vaucheria terrestris während mehrerer Wochen unter einem völlig undurchsichtigen Recipienten; die Pflanzen

wuchsen üppig weiter, erzeugten zahlreiche neue Zweige mit ebenso reichem Chlorophyllgehalt, als ob sie am Licht gewachsen wären.

Endlich gehört hierher eine Beobachtung von Heinricher, welcher grüne Pflanzen von Sphaeroplea annulina aus chlorophyllfreien Sporen erzog[1]).

Dieses an drei sehr verschiedenen Formen gewonnene ganz gleiche Resultat spricht dafür, dass die grünen Algen überhaupt zur Chlorophyllbildung des Lichtes nicht bedürfen.

Letzteres gilt jedenfalls auch von den Moosen. — Anthoceros laevis und verschiedene Laubmoose (Atrichum undulatum, Mnium affine, Hypnum-Arten) bei gänzlichem Lichtabschluss cultivirt, wuchsen üppig weiter und erzeugten lange nur von ganz winzigen Blättern besetzte Zweige, welche alle schön grüne Farbe besassen; allmälig gingen die älteren Theile der Pflanze zu Grunde, während die im Dunkeln entstandenen Seitensprosse lebhaft fortvegetirten; es war also auch bei diesen Moosen ganz unabhängig vom Lichte reichlich Chlorophyll gebildet worden.

Ich glaube, die Angaben von Sachs über die Unabhängigkeit der Chlorophyllbildung vom Lichte in den Wedeln der Farnkräuter vollständig bestätigen zu können. Ich fand nämlich, dass die Rhizome der Farnkräuter des hiesigen botanischen Gartens grüne Knospen trugen, obgleich dieselben von einer 6—10 cm dicken Erdschicht bedeckt waren; alle untersuchten Arten, nämlich Aspidium filix mas, Polypodium vulgare, Scolopendrium officinarum und Asplenium angustifolium zeigten gleiches Verhalten. Auch scheint Goeppert aus den Sporen von Osmunda regalis und O. gracilis vollständig normale, grosse, grüne Prothallien erzogen zu haben; das Original seiner Abhandlung steht mir leider nicht zur Verfügung.

Die Fähigkeit, bei Lichtabschluss zu ergrünen, kommt jedoch nicht allen Theilen der Farnpflanze zu; so sind die Rhizome, welche im Boden grüne Knospen erzeugen, selbst meist ganz weiss und bilden Chlorophyll erst unter dem Einfluss des Lichtes. Grüne Rhizome kommen zwar bei einigen Arten vor, so namentlich bei Aspidium filix mas; jedoch soll in diesem letzterem Falle die Farbe durch das grünliche Oel bedingt sein.

1) Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. I, p. 441.

Bei den Equisetaceen ist, im Gegensatz zu den eigentlichen Farnen, die Chlorophyllbildung an das Licht gebunden; im Dunkeln cultivirte Pflanzen von Equisetum silvestre vergeilen, und das gleiche wird wohl, bei der nahen Verwandtschaft sämmtlicher Vertreter der Familie, auch von den übrigen Equisetum-Arten gelten.

Selaginella-Arten, die ich unter einem dunkelen Recipienten cultivirte, gingen zu Grunde, ohne deutliche Resultate ergeben zu haben; über diese und die übrigen Pteridophyten werde ich neue Versuche anstellen.

Bereits bei den Farnen sind, wie gesagt, die Beziehungen der Chlorophyllbildung zum Lichte innerhalb derselben Pflanze sehr ungleich; bei den Coniferen ist die Erscheinung noch auffallender und für die Descendenzlehre interessant, indem da nur die Keimpflanze die Fähigkeit der Ergrünung im Dunkeln behalten hat; bei den Angiospermen ist die Fähigkeit an eine grössere oder geringere Lichtmenge und Lichtintensität gebunden, welche für die verschiedenen Organe derselben Pflanze sehr ungleich sein können. Wird z. B. eine mit vergeilten Sprossen versehene Kartoffel dem Lichte ausgesetzt, so ergrünen zuerst die Blätter, dann die Stengel, erst später (nach 2—3 Tagen) die Knolle, und noch viel später (einer Woche und mehr) die Wurzeln, obgleich letztere einen zarten durchsichtigen Bau besitzen. Wie früher schon bemerkt, entbehren die Wurzeln der meisten Pflanzen, wenigstens bei gewöhnlicher Lichtintensität, der Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, gänzlich, während dieselbe den Rhizomen ausnahmslos zuzukommen scheint, wenn sie auch manchmal, wie z. B. bei Canna, sehr lange auf sich warten lässt; die Kartoffel scheint nach meinen bisherigen Untersuchungen rascher als die meisten übrigen unterirdischen Caulome im Lichte zu ergrünen.

§ 2. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entstehung der nichtgrünen Pigmente der Chromatophoren.

Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung der Farbstoffe der Blüthen sind die ersten und umfassendsten Untersuchungen von Sachs angestellt worden; dieselben erstreckten sich sowohl über die Farbstoffe der Chromatophoren wie auf die im Zellsaft gelösten und ergaben, dass die Bildung derselben vom Lichte unabhängig sei.

Askenasy zeigte[1]), dass diese Regel einige wenige Ausnahmen erleidet, die sich jedoch nur auf Farbstoffe des Zellsafts erstrecken und daher für unsere Zwecke kein directes Interesse besitzen. Immerhin geht aus denselben, sowie auch aus dem längst bekannten Einfluss des Lichts auf die Bildung rothen Farbstoffs im Zellsaft vieler Vegetationsorgane und der Pomaceenfrüchte hervor, dass noch andere Farbstoffe als das Chlorophyll in ihrer Bildung vom Lichte abhängig sind.

Was speciell die nicht grünen Pigmente der Chromatophoren betrifft, so wissen wir, dass das Xanthophyll rein gelber Blüthen vollständig unabhängig vom Lichte entsteht. Es schien mir der Mühe werth, zu untersuchen, ob das Gleiche auch von den nicht gelben Pigmenten der Chromoplasten gelten würde, und ich habe dementsprechend einige diesbezügliche Versuche angestellt. Grüne Früchte wurden von einer aus schwarzem Stoffe und neuem schwarzen Wachstuch bestehenden Hülle umgeben und in dieser Weise, bis zur Fruchtreife, dem Lichteinfluss entzogen. Ich wählte zu diesen Versuchen Früchte aus verschiedenen Familien und mit ungleichfarbigen Pigmenten, nämlich:

Bryonia dioica, mit rosenrothem und orange-gelbem Farbstoff.

Solanum dulcamara mit gelbem und rothem Farbstoff.

Lycopersicum esculentum mit rothem Farbstoff.

Rosa arvensis und Sorbus sp. mit tief orange-gelbem oder ziegelrothem Pigment.

In allen diesen Fällen ging die Bildung des Pigments ganz ebenso vor sich wie unter dem Einfluss des Lichtes, während junge Sprosse, die in ähnlicher Weise verhüllt worden waren, vollständig vergeilten. Dementsprechend war auch die Oberflächenfarbe dieser Früchte die gleiche wie unter gewöhnlichen Umständen, mit Ausnahme der Hypanthien von Rosa, die eine viel mehr gelbe Färbung besassen, als die unter dem Einflusse des Lichtes gereiften; nähere Untersuchung zeigte jedoch, dass der Unterschied nur dadurch bedingt war, dass die Bildung rothen Farbstoffs im Zellsaft der verdunkelten Früchte unterblieben war. Dieser rothe Zellsaft bedingt

1) Bot. Zeit. 1867.

zum grossen Theile die Farbe der Rosa-Hypanthien mit und seine Bildung ist, ähnlich wie bei den Aepfeln und Birnen, in hohem Maasse vom Lichte abhängig, derart, dass die beschattete Seite der Frucht stets weniger intensiv gefärbt ist als die beleuchtete.

Nicht in allen Fällen jedoch ist das Licht ohne Einfluss auf die Bildung nichtgrüner Pigmente in den Chromatophoren. In den Blättern gewisser Coniferen entsteht unter dem gleichzeitigen Einfluss des Lichtes und niederer Temperatur ein rothes Pigment, und ein ähnlich gefärbtes wird bei intensiver Beleuchtung durch die Chloroplasten der Luftwurzeln von Hartwegia comosa erzeugt. Ich werde über die Coniferen nachher zurückkommen, und beschränke mich vorläufig auf Hartwegia. Bekanntlich sind die Luftwurzeln dieser in ihrer Heimath wohl epiphystisch wachsenden Pflanze zu Büscheln vereinigt, die in Folge ihres negativen Heliotropismus von der Lichtquelle hinweg gekrümmt sind. Die den Sonnenstrahlen direct ausgesetzten Wurzeln sind auf ihrer convexen Seite schmutzig braun, während die Farbe der weniger beleuchteten concaven Seite bedeutend weniger von der grünen abweicht; die in vollständigem Schatten gewachsenen Wurzeln sind dagegen rein grün. Die braune Farbe muss demnach unzweifelhaft dem Lichteinfluss zugeschrieben werden. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Chloroplasten der braunen Wurzeln, in Folge partieller Zerstörung ihres Chlorophylls durch das Licht, mehr oder weniger blass-grün gefärbt sind und eine grosse Anzahl braun-rother Tröpfchen oder nicht krystallinischer Körnchen enthalten (Taf. III, Fig. 20), während in den grünen Wurzeln die Chloroplasten normal gefärbt sind und der rothen Einschlüsse ganz entbehren. Letztere befinden sich vorwiegend in der Mitte der Chloroplasten, während der Rand derselben oft ganz entbehrt.

Ueber den etwaigen Einfluss des Lichtes auf die Bildung der Pigmente nichtgrüner Algen fehlt es bis jetzt an Angaben und ich habe über diesen Punkt Versuche noch nicht angestellt. Es ist mir jedoch nicht unwahrscheinlich, dass das Licht, ebenso wie bei den grünen Algen, auf dieselbe ohne Wirkung sei, indem die wurzelartigen Organe mancher Phaeophyceen und Rhodophyceen (z. B. Phyllophora palmettoides) oft ganz und gar von einer dicken und anscheinend undurchsichtigen Kruste von Spongien, Bryozoen u. s. f.

überzogen sind und sich nichtsdestoweniger als pigmenthaltig erweisen; namentlich ist die Erscheinung auffallend bei der erwähnten Phyllophora, deren Wurzelspitzen eine prächtig carminrothe Farbe besitzen. Die Beantwortung dieser Frage muss jedoch ferneren Untersuchungen überlassen bleiben.

§ 3. Ueber die Zerstörung der Farbstoffe der Chromatophoren durch das Licht.

Die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffs durch das Licht in der lebenden Pflanze ist wohl zuerst von Batalin (1874) klar erkannt worden; derselbe zeigte, dass lebende Pflanzenorgane, die einer intensiven Beleuchtung ausgesetzt sind, stets eine blassere Färbung besitzen, als solche, die gegen das Licht geschützt sind. Nähere Untersuchung zeigt, dass die Chromatophoren solcher verblassten Pflanzentheile weniger intensiv und weniger rein grün gefärbt sind, als die gegen das Licht geschützten; der Unterschied in der Färbung beruht also keineswegs blos auf dem Unterschied in der Lagerung der Chlorophyllkörner, über welchen ich im nächsten Abschnitt zurückkommen werde.

Ausgedehnte Untersuchungen sind über diesen Gegenstand von Pringsheim angestellt worden. Derselbe stellte fest, „dass die Farbe der grünen Zellen in wenigen Minuten bei intensiver Beleuchtung verschwindet, dass dies aber nicht im rothen Lichte und nur bei Gegenwart von Sauerstoff geschieht“ [1]. Bei seinen Versuchen, die mit sehr intensivem Lichte ausgeführt wurden, und bei welchen völlige Entfärbung der Chlorophyllkörner stattfand, konnte Pringsheim, obgleich die Zellen nachher noch lange lebend blieben und sich ganz normal weiter entwickelten, eine Neubildung des zerstörten Chlorophylls nicht beobachten, was ihn zu dem Schlusse führt, dass letztere überhaupt nie stattfindet. Ich kann mich diesem letzteren Schlusse nicht unbedingt anschliessen, indem mehrere Erscheinungen, die im folgenden Paragraphen geschildert werden sollen, mir für eine Neubildung des Chlorophylls zu sprechen scheinen, andererseits die Beobachtung Pringsheim's, wie ich glaube, einer anderen Erklärung fähig sein dürfte. Aus

1) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction, p. 60.

verschiedenen Angaben Pringsheim's über die Eigenschaften der durch das Licht entfärbten Chlorophyllkörner scheint hervorzugehen, dass das Stroma derselben durch intensives Licht getödtet werde, was bei der überaus grossen Empfindlichkeit desselben durchaus nicht zu bewundern wäre; Chlorophyll wird aber nie durch das Cytoplasma, sondern nur das Chromatoplasma erzeugt, so dass schon deswegen eine Regeneration des Chlorophylls ganz ausgeschlossen sein würde.

Ebenso wie das Chlorophyll werden auch manche der nicht-grünen Pigmente der Chromatophoren in der lebenden Pflanze durch das Licht zerstört. Bereits fand Sachs bei seinen vorher erwähnten Versuchen über den Einfluss des Lichts auf die Bildung der Blüthenfarbstoffe, dass die im Dunkeln entfalteten Blüthen von Tropaeolum und Tulipa lebhafter gefärbt waren als diejenigen, die sich am Lichte entwickelt hatten.

Bei Pringsheim [1]) finde ich die Angabe, dass die gelb-rothen Farbstoffe der Blüthe von Calendula durch intensives Licht vollständig zerstört werden, während diejenigen von Narcissus poeticus sich unter den gleichen Umständen nicht entfärbten. Bei meinen vorher beschriebenen Versuchen mit Früchten konnte ich einen Unterschied in der Farbe der am Sonnenlichte und der im Dunkeln gereiften Früchte, soweit es sich blos um die Farbstoffe der Chromatophoren handelte, nicht erkennen.

Sehr auffallend und seit längerer Zeit bekannt ist die Empfindlichkeit des rothen Farbstoffs der Florideen gegen das Licht. Die Erscheinung ist sehr leicht zu beobachten und tritt schon bei einer Lichtintensität ein, welche auch auf empfindliche grüne Pflanzen ohne merklichen Einfluss ist. Die Rhodoplasten erhalten eine düstere, bräunliche Färbung und erzeugen manchmal dunkelrothe körnige Einschlüsse von gestreckter Gestalt, die wohl Krystalle sein dürften.[2]) Auch der braune Farbstoff der Diatomaceen und Phaeophyceen wird nach Pringsheim durch das Licht zerstört; jedenfalls ist derselbe weit beständiger als der rothe Farbstoff der Florideen.

---

1) l. c. p. 66.

2) Ich hatte bei meinen diesbezüglichen Beobachtungen einen Polarisationsapparat nicht zur Verfügung.

§ 4. Die winterliche Färbung der Chromatophoren[1]).

Die abweichende Färbung, welche viele sogenannten immergrünen Gewächse im Winter annehmen, wurde zuerst von H. von Mohl beobachtet oder doch beschrieben; die Coniferen werden gelblich oder bräunlich, andere Pflanzen braun oder roth, sämmtlich aber nehmen sie im Frühjahr die normale grüne Färbung wieder an. Die Gelbfärbung der Coniferen wird nach Mohl durch Farbenänderung des Chlorophylls, die Braun- und Rothfärbung durch Bildung von Anthokyan im Zellsaft hervorgebracht. Die Erscheinung wurde erst 1867 wieder von Askenasy, und zwar nur sehr kurz, erwähnt, den Angaben Mohl's die Beobachtung hinzugefügt, dass verfärbte Coniferenzweige im Zimmer wieder grün werden, und, was wichtiger ist, über die Ursache der Farbenänderung die Vermuthung ausgesprochen, dass dem Licht ein Antheil zukommen dürfte. Der Gegenstand wurde nachher wiederholt untersucht, und zwar namentlich in Bezug auf die Ursache der auffallenden Erscheinung; die Verfärbung des Chlorophyllapparates, mit welcher allein ich mich hier zu beschäftigen habe, wurde von Kraus auf Kältewirkung zurückgeführt, während Batalin und Askenasy dieselbe wenigstens ganz vorwiegend dem Lichte zuschrieben, und Wiesner sowie Haberlandt beide Factoren wirken lassen. Ausserdem enthalten die erwähnten Arbeiten Versuche und Hypothesen über den chemischen Process der Verfärbung. Ich werde bei Gelegenheit meiner eigenen Beobachtungen diese verschiedenen Ansichten besprechen.

---

1) Litt.: H. von Mohl, Unters. über die winterliche Färbung der Blätter (Dissert. vom Jahre 1837). Verm. Schriften p. 375. — Askenasy, Beiträge zur Kenntniss des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitenden Farbstoffe. Bot. Zeit. 1868, p. 229, 1875, p. 460. — Kraus, Ueber d. winterl. Färbung der immergrünen Gewächse. Sitzungsb. der naturf. Gesellschaft zu Erlangen und Bot. Zeit. 1872 p. 109, 127, 558, 588. — Ders., Winterliche Färbung grüner Pflanzentheile. Bot. Zeit. 1874. p. 406. — Batalin, Ueber die Zerstörung des Chlorophylls in den lebenden Organen. Bot. Zeit. 1874, p. 433. (Vgl. auch Verh. der botan. Section der 3. russischen Naturforscher-Versammlung, Kiew, Sitzung vom 22. Aug. 1871; Bot. Zeit. 1872, p. 393.) — J. Wiesner, Die natürlichen Vorrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Wien 1876. (S.-A. aus der Festschrift zur Feier des 25jährigen Bestehens der k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. zu Wien.) — G. Haberlandt, Unters. über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Sitzungsb. der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 72, Abth. I, 1876.

Der Winter 1883—84, in welchem ich meine diesbezüglichen Untersuchungen anstellte, war zwar sehr mild, dennoch hatten viele Gewächse eine sehr ausgesprochene Winterfärbung angenommen; die zahlreichen Thuja- und Biota-Arten und andere Coniferen des hiesigen botanischen Gartens zeigten sich theilweise in auffallendster Weise verfärbt, ebenfalls hatten die Buxus-Sträucher und Einfassungen die verschiedensten braunen und rothen Nuancen angenommen, so dass die Untersuchung an reichlichem Material angestellt werden konnte; selbstverständlich kommt die Anthokyanbildung im Zellsaft hier nicht in Betracht.

Wie es Kraus bereits angab und leicht festzustellen ist, sind es nur die frei liegenden, d. h. die direct beleuchteten Pflanzentheile, welche die Verfärbung zeigen, und zwar genügt schon ein sehr geringer Schutz, um den Eintritt derselben zu verhindern. Dieser Umstand, welcher von vornherein sehr für einen vorwiegenden Einfluss des Lichtes zu sprechen scheint, wurde von Kraus auf die Erkältung unbeschützter Pflanzentheile durch Strahlung zurückgeführt, aber die Gründe, die er für diese Ansicht bringt, scheinen wenig stichhaltig zu sein.

Kraus beobachtete nämlich, dass die Wiederherstellung der grünen Farbe unabhängig vom Lichte stattfinden kann und wollte daraus schliessen, dass auch der umgekehrte Process, also die Zerstörung der Farbe, nicht dem Lichteinfluss zuzuschreiben sei. Mit Recht wendete Batalin ein, dass die Strahlung nicht einen irgendwie beträchtlichen Wärmeunterschied hervorbringen würde, indem bei der geringen Dicke, etwa der Thujazweige, ein Ausgleich der Temperatur durch Leitung schnell stattfinden würde. Askenasy, der sich den Ansichten Batalin's im Wesentlichen anschliesst, zeigte, dass niedere Temperatur (— 7—10° R.) allein nicht im Stande sei, Verfärbung hervorzurufen, und beide Autoren sehen in der Erscheinung wesentlich eine Lichtwirkung, ohne dennoch der Kälte jeden Einfluss absprechen zu wollen; Batalin will in der winterlichen Verfärbung wesentlich dieselbe Erscheinung erblicken, die er im Sommer an zahlreichen Pflanzen, zumal auch Coniferen, in Folge intensiver Beleuchtung beobachten konnte. Auch dieser Standpunkt Batalin's und Askenasy's ist etwas zu einseitig, und ich muss mich entschieden der Ansicht Wiesner's und

Haberlandt's anschliessen, welche nicht dem Licht allein, sondern auch der niederen Temperatur einen wesentlichen, wenn auch theilweise blos indirecten Antheil an der Erscheinung zuschreiben. Der Einfluss des Lichtes ist zwar einleuchtend, andererseits kommt solch eine ausgesprochene Verfärbung im Sommer nicht vor, obgleich sie erst recht zum Vorschein kommen müsste, wenn dem Licht allein eine Wirkung zukäme; sie muss dementsprechend theilweise der niederen Temperatur zugeschrieben werden.

Nach Haberlandt ist die Gelbfärbung ausdauernder Blätter durch eine unausgesetzte Zerstörung des vorhandenen Chlorophylls bei mangelnder Neubildung desselben zu erklären. „Das Licht zerstört das Chlorophyll, doch erst die Temperaturerniederung macht diese Zerstörung ersichtlich“, indem sie die Neubildung des Chlorophylls unmöglich macht.

Nach Kraus werden in Folge der Kältewirkung gewisse Bestandtheile des Zellinhaltes, wohl organische Säuren, zu den Chlorophyllkörnern Zutritt erhalten und auf ihr Kyanophyll modificirend wirken, während das Xanthophyll unversehrt bleibt.

Ich kann mich in Bezug auf die Erscheinung der Gelbfärbung — wie bereits Haberlandt erkannte und gleich nachher des Näheren gezeigt werden soll, ist dieselbe nicht die einzige Art der Verfärbung — nur der Erklärung Wiesner's und Haberlandt's anschliessen, also mit diesen Autoren die Zerstörung des Chlorophylls dem Lichte zuschreiben, das Verhindern der Neubildung desselben auf den Kälteeinfluss zurückführen.

Von sämmtlichen Autoren, die sich mit der winterlichen Verfärbung beschäftigt haben, ist hervorgehoben worden, dass dieselbe eine in hohem Grade individuelle Eigenschaft sei, welche sogar benachbarten Pflanzen derselben Art unter anscheinend ganz gleichen äusseren Umständen theils zukommen, theils fehlen kann; auch diese Angabe kann ich nur bestätigen. Die von mir studirten Pflanzen zeigten eine grosse Ungleichheit nicht blos in der Intensität, sondern auch im Ton der Färbung; letztere war theilweise schön braunroth, so in auffallendster Weise bei einem Strauch von Thuja ericoides, während sie bei mehreren Exemplaren derselben Art, die dicht daneben standen, nur relativ wenig ausgesprochen war, sodann bei Retinospora leptoclada, Biota orientalis, B. elegans;

diese Pflanzen glichen in Bezug auf die Farbe vollständig solchen, welche Anthokyan im Zellsaft enthielten; andere hingegen waren schmutzig lederbraun, namentlich Thuja Standishi, sowie auch, aber in geringerem Maasse, Th. stricta, Juniperus sabina. Eine nicht bestimmte, dreinadelige Pinus-Art des Botanischen Gartens hatte eine braun-gelbe Färbung; die Spitze der Nadeln von Pinus silvestris im Wald waren mehr gelb, desgleichen und in auffallenderem Maasse, diejenigen gewisser, aber nicht aller, Exemplare von Taxus baccata und einiger im Garten cultivirten exotischen Abies-Arten. Alle diese Färbungen waren ausschliesslich an stark beleuchteten Pflanzentheilen vorhanden. Die Verschiedenheiten der Färbung sind auch bereits Haberlandt aufgefallen und von ihm auf zwei distincte Erscheinungen zurückgeführt worden, die theils combinirt, theils getrennt vorkommen können und ungleiche Ursachen besitzen. Die Gelbfärbung der Chlorophyllkörner wird von ihm, wie erwähnt, auf Zerstörung durch das Licht bei mangelnder Neubildung, die lederbraune Färbung (die mehr rothe scheint ihm nicht vorgekommen zu sein) auf die Bildung einer braunen Modifikation des Chlorophyllpigments, und zwar des Kyanophylls, durch die Wirkung gewisser Zellbestandtheile auf denselben, unter dem Einfluss des Frostes, zurückgeführt. Während das Licht den Hauptfactor der Gelbfärbung darstellt, ist dasselbe bei der Braunfärbung nur indirect betheiligt: „Dieser Einfluss (des Lichtes) ist in der Weise zu verstehen, dass die einseitige Beleuchtung schon zur Zeit der Vegetationsperiode, welche der Winterfärbung vorausgeht, eine chemische Bilateralität der Zweige hervorruft, die nun gerade in dem verschieden reichlichen Auftreten der das Chlorophyll modificirenden Stoffe des Zellinhalts besteht . . . Das Licht schafft also im Sommer und Herbst die Vorbedingungen der Braunfärbung und somit auch des einseitigen Auftretens derselben. Doch erst die Kältewirkung ist die Verfärbung selbst hervorzurufen im Stande.“ Erst unter dem Einfluss des Frostes soll das Protoplasma für diese Chlorophyll-modificirenden Stoffe durchlässig werden. Als Stütze für seine Ansicht bringt Haberlandt nur den Umstand, dass beim Extrahiren der gebräunten Zweige in Alkohol das gesammte unversehrt gebliebene, noch sehr beträchtliche Chlorophyll ebenfalls in einen braunen Farbstoff, den er mit dem natürlichen als identisch

betrachtet, umgewandelt wird; die Lösung enthält keine Spur von Chlorophyll. „Es ist hier demnach eine fortschreitende Neubildung des braunen Farbstoffs auf Kosten des vorhandenen Chlorophylls anzunehmen, eine Neubildung, die, was ich nachträglich bemerken will, auch im Dunkeln vor sich geht. Durch das Einlegen der Zweige in Alkohol wird das Protoplasma der Chlorophyllführenden Zellen getödtet und somit für die verschiedensten Substanzen des Zellsafts in hohem Grade durchlässig." Dieses Experiment erscheint mir aber nicht wohl vereinbar mit den Beobachtungen des Verfassers über die Wirkung der Siedhitze; auch da, müsste man annehmen, sollte Braunfärbung des gesammten Chlorophylls stattfinden, anstatt dessen werden die gebräunten Zweige, vorausgesetzt, dass sie nicht allzuviel braunen Farbstoff enthielten, ganz rein grün, was nach Haberlandt nicht auf Umwandlung oder Zerstörung, sondern auf Umlagerung des braunen Farbstoffs zurückzuführen ist.

Während ich die Ansichten Haberlandt's über die Wirkung des Lichtes und der Kälte auf die Gelbfärbung, sowie über die chemische Ursache der Erscheinung, als richtig halte, haben mich meine Untersuchungen über die häufigere und auffallendere Braunfärbung zu anderen Resultaten geführt; auch fand ich die Angaben Kraus' und Haberlandt's über Zerstören der Chlorophyllkörper und Neubildung derselben in keinem Falle bestätigt, was natürlich für die in dieser Arbeit vertretenen Anschauungen sehr wesentlich ist. Ich fand stets, in allen unversehrten Zellen, wohl begrenzte Chlorophyllkörner, welche allerdings, sobald durch Anschneiden, Druck, zu langes Liegen in Wasser, Desorganisation der Zelle eintrat, verquollen und in dem sehr körnigen Zellinhalt vollständig unkenntlich wurden. Diese Chlorophyllkörner sind in gelb gefärbten Pflanzentheilen, z. B. den Blättern der erwähnten Abies-Arten, scheinbar homogen und gelblich gefärbt; in braunen und rothbraunen Blättern sind sie ebenfalls gelb, enthalten aber Einschlüsse einer schön rubinrothen Substanz in Form kleiner Körnchen oder Tröpfchen, welche in todten Zellen auch das übrige Plasma tingiren. Diese rothen Einschlüsse sind in Wasser unlöslich, werden von Alkohol, Benzol, Schwefelkohlenstoff sammt den übrigen Farbstoffen der Blätter aufgelöst; beim Schütteln von Alkohol mit Schwefelkohlenstoff wird der rothe Farbstoff ganz von letzterem aufgenommen

eine vollständige Trennung auf diesem Weg, den auch Haberlandt bereits einschlug, um seinen vermuthlichen braunen Farbstoff zu isoliren, ist mir nicht gelungen; sehr eingehend habe ich den Gegenstand allerdings nicht verfolgt. Tropfen einer Lösung der Farbstoffe in einer Mischung von Alkohol mit etwas Benzol hinterliessen beim Verdunsten theils bräunliche, theils schön rubinrothe Flecke, welch letztere, ihrer Farbe nach, wohl aus dem nahezu reinen Pigment stehen dürften. Ob der rothe Farbstoff genetisch mit dem Chlorophyll zusammenhängt oder nicht, darüber fehlt es mir ganz an Anhaltspunkten. Die Angaben Haberlandt's beziehen sich wohl auf Zellen mit desorganisirtem Inhalt, wo die rothen Tröpfchen mehr oder weniger von dem übrigen Plasma aufgenommen worden waren.

Besonders schön war, wie vorhin bereits erwähnt, die braunrothe Färbung an einem Strauch von Thuja ericoides des hiesigen botan. Gartens (Taf. III, Fig. 45). Bei starker Vergrösserung konnte man die Chromatophoren in allen unversehrten Zellen, sowohl des Palissaden- als des Schwammparenchyms, wohl begrenzt erkennen; sie waren theils grünlich-gelb, mit mehr oder weniger zahlreichen schön carminrothen Einschlüssen; in den Palissadenzellen waren die rothen Einschlüsse gross und zahlreich, das Chlorophyll ganz verschwunden, während im Schwammparenchym die Chlorophyllkörner meist weniger verändert waren und des rothen Farbstoffs oft ganz entbehrten. Die Chlorophyllkörner zeigten sich, wie es Kraus bereits beschrieben hat, angehäuft an der Innenseite der Palissadenzellen und allerdings kann dadurch, bei unzureichender Vergrösserung, einige Schwierigkeit in der Unterscheidung der einzelnen Körner entstanden sein; die diesbezüglichen Angaben sind aber wohl vorwiegend auf ungenügende Sorgfalt im Präpariren, wie so viele andere unrichtigen Beobachtungen über Chromatophoren zurückzuführen; man hat früher, wie ich es mehrfach schon erwähnte, die ausserordentliche Unbeständigkeit dieser Gebilde nicht erkannt, und ich bin durch dieselbe bei meinen ersten Beobachtungen ebenfalls irregeführt worden.

Ganz ähnliche Resultate ergaben die lederbraunen Blätter von Thuja Standishi; hier waren aber die rothen Einschlüsse weniger zahlreich.

Aehnlich verhält sich auch Buxus sempervirens; an einem

mittelgrossen Strauch, der an ganz offener Stelle im hiesigen botanischen Garten wächst, konnte man auf der nach Süden gekehrten Seite beinahe nur Schattirungen von roth, braun und gelb erkennen, während grün blos in den tiefen, vom Licht geschützten Theilen und an der nördlichen Seite vorherrschend war. Die rothe Färbung trat vorwiegend an den älteren Blättern, die oft in der ganzen Breite und Dicke ziegelfarbig waren, an den jüngeren war sie auf die Ränder und Spitzen beschränkt, während die Mitte bald mehr bräunlich, bald mehr grün war. Hier, wie bei den Coniferen, tritt gleichzeitig Gelbfärbung der Chloroplasten und Bildung eines rothen Farbstoffes in denselben auf; die Farbstoffeinschlüsse sind aber in den von Oeltröpfchen erfüllten Chromatophoren meist schwer erkennbar, letztere erscheinen vielmehr gewöhnlich gleichmässig gefärbt. Am besten eignen sich zur Untersuchung die kleinen Zellen der Blattränder und Spitzen, namentlich diejenigen der Unterseite; da kann man leicht ganz unversehrte Chromatophoren beobachten und die rothfarbigen Einschlüsse derselben erkennen.

Im Frühjahr verschwand der rothe Farbstoff gänzlich und das Chlorophyll wurde regenerirt.

Ebenso wie in Blüthen und Früchten, müssen wir in dem Rothwerden der Chloroplasten der erwähnten Coniferen im Winter eine mehr oder weniger vollständige Umwandlung zu Chromoplasten erblicken, welche dann im Frühjahr wieder rückgängig gemacht wird; in beiden Fällen wird ja das Chlorophyll zerstört, während andere Farbstoffe an dessen Stelle, vielleicht auf dessen Kosten, auftreten. Worin die biologische Bedeutung dieser Metamorphose beruht, ist mir ganz unbekannt; jedenfalls ist sie die gleiche, wie die winterliche Anthokyanbildung im Zellsaft. Bemerkenswerth ist in dieser Hinsicht, dass, nach Versuchen Kerner's, nur solche Pflanzen der Ebene auf den Alpen zu gedeihen vermögen, die rothen Zellsaft in ihren Vegetationsorganen erzeugen, und bekannt ist die auffallende rothe Färbung des Protococcus nivalis und anderer den Schnee und das Eis bewohnender Organismen. Vielleicht wird durch die dunklere Färbung, welche in Folge der Bildung rothen Farbstoffs eintritt, der Wärmeverlust durch Strahlung herabgemindert; vielleicht auch ist ein Schutz gegen das Licht bei niederer Temperatur nothwendiger als bei hoher.

6. Ueber die ölartigen Einschlüsse der Chromatophoren[1]).

§ 1. Geschichtliches.

Nachdem H. v. Mohl und Böhm bereits auf das Vorhandensein in den Chlorophyllkörnern von Einschlüssen, die nicht Amylumkörner zu sein schienen, hingewiesen hatten, entdeckte Nägeli in den Chlorophyllkörnern des Rindenparenchyms von Rhipsalis funalis, neben Stärkekörnern, tröpfchenartige Einschlüsse einer Substanz, die er als Oel bezeichnete und die nach ihm in Alkohol löslich ist und von Jod gelb gefärbt wird. Aehnliche Tropfen in grösserer Anzahl, aber ohne Stärke, wies er ausserdem in den Chlorophyllkörnern der subepidermalen Schicht des Stammes von Cereus variabilis nach.

Ueber die physiologische Bedeutung dieser Einschlüsse äusserte sich Sachs, im Anschluss an seine Untersuchungen über die Beziehungen der Stärkebildung zur Assimilation dahin, „dass hier das Fett aus vorher gebildeter Stärke und an deren Stelle liegen geblieben ist“ und stützte seine Ansicht auf analoge Erscheinungen im Stoffwechsel der Pflanze überhaupt, namentlich aber auf die Erscheinungen bei der Bildung der Zygosporen von Spirogyra und Zygnema, wo ebenfalls die Stärkekörner in dem Maasse aufgelöst werden, als Fetttropfen auftreten.

Die nächste diesbezügliche Untersuchung wurde erst 1873 von Briosi angestellt; dieser Forscher fand, dass die Chlorophyllkörner älterer Blätter von Strelitzia-Arten (St. Nicolai, ovata, Reginae, farinosa, Augusta, Principis) und Musa-Arten (M. coccinea, Dacca Hort., paradisiaca, sapientum) stets stärkefrei waren, dagegen ganz con-

---

1) Litt.: H. von Mohl, Bot. Zeit. 1855 p. 110. — Pringsheim, Monatsb. der Berl. Akad. d. Wiss., März 1855 (Vaucheria). — Böhm, Sitzungb. d. Wiener Akad. d. Wiss. 1856, Bd. 22, p. 479. — Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 400, Fig. 53, Taf. XX. — Briosi, Ueber normale Bildung von fettartigen Substanzen im Chlorophyll, Bot. Zeit. 1873, No. 34—35. — H. G. Holle, Ueber die Assimilationsthätigkeit von Strelitzia Reginae, Flora 1877, No. 8—11. — E. Godlewski, Ist das Assimilationsprodukt der Musaceen Oel oder Stärke? Flora 1877, No. 14 (S. 215). — Borodin, Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung von Vaucheria sessilis. Bot. Zeit. 1878, No. 32-35. — Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882, p. 160. — A. Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1883, p. 14. — Klebs, Flagellaten, 1883, p. 39.

stant eine ölähnliche Substanz enthielten, welche jedoch im lebenden Chlorophyllkorn unsichtbar war und sich erst beim Aufquellen in Wasser in Tropfenform ausschied. „Die Chlorophyllkörner zeigen im Wasser gewöhnlich zuerst nur eine feine Punktirung, aber unter verlängerter Wirkung des Wassers deformirt sich zum Theil das Chlorophyll, die Körner verlieren mehr oder weniger ihre ursprüngliche Gestalt, und in denselben treten nun klar einige grosse, oder wenige kleine stark lichtbrechende Kügelchen hervor, viel schwächer gefärbt als die grüne Chlorophyllsubstanz, in welcher sie sich bebefinden. Setzt man absoluten Alkohol oder Aether zu, so lösen sich die im Zellenprotoplasma freiliegenden Oeltröpfchen, die Chlorophyllkörner entfärben sich und die inneren glänzenden Kügelchen erscheinen oft in grosser Zahl und sehr schön, um dann schliesslich ebenfalls zu verschwinden, wenn die Wirkung des Reagens fortdauert".

Aus diesem normalen Auftreten eines ölähnlichen Stoffes anstatt Stärke in den Chloroplasten konnte aber, wie Sachs in der vierten Auflage seines Lehrbuches hervorhob, noch nicht der Schluss gezogen werden, dass derselbe physiologisch die Stärke vertrete. Die Beantwortung dieser Frage wurde ungefähr gleichzeitig, im Jahre 1877, von H. G. Holle und Godlewski geliefert.

H. G. Holle konnte ebenso wenig wie Briosi Stärke in den Blättern von Musa finden; er stellte aber fest, dass die Oeleinschlüsse nicht wie die Stärke im Dunkeln aufgelöst werden, sondern vielmehr, nach fünftägiger Verdunkelung, nicht sichtbar abnehmen. Daraus ging eigentlich schon mit Sicherheit hervor, dass der fragliche Körper nicht ein Assimilationsprodukt der Chloroplasten darstellt. Holle führte aber auch den Nachweis, dass das Assimilationsprodukt ebenso sauerstoffreich sein muss wie ein Kohlehydrat, und daher nicht Oel sein kann; die Resultate gasometrischer Analysen ergaben nämlich, dass, wie für andere grüne Pflanzen, das Volumen des ausgeschiedenen Sauerstoffes dem der aufgenommenen Kohlensäure gleich ist. Aus der Bildung von Glykose in den assimilirenden Blättern schloss Holle, dass dieser Stoff, ähnlich wie bei Allium cepa, das Assimilationsprodukt sei. Er nimmt als wahrscheinlich an, dass das Oel aus Glykose entsteht.

Auf Grund ähnlicher Versuche stellte auch Godlewski fest,

dass die Oeleinschlüsse nicht dieselbe Bedeutung haben können wie die Stärkekörner, die sonst bei der Assimilation in Chloroplasten entstehen; er fand vielmehr, dass unter besonders günstigen Bedingungen wirklich auch Stärke als Assimilationsprodukt gebildet wird. Er weicht demnach in Bezug auf die Natur des letzteren von Holle ab, ein Punkt, auf welchen ich später zurückzukommen haben werde. Nach Godlewski sind die Oeleinschlüsse ein Auswurfsstoff, der keine weitere Verwendung findet.

Neuerdings sind die ölartigen Einschlüsse der Chloroplasten der Gefässpflanzen von A. Meyer einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen worden. Er fand solche Bildungen bei verschiedenen Monocotyledonen (Musaceen, Bromeliaceen, Dracaena, Agave) und gelangte zu dem Schlusse, dass dieselben sich durch ihre Reactionen sowohl von fetten als von ätherischen Oelen unterscheiden, indem sie sich von ersteren namentlich durch ihre Löslichkeit in Spiritus und schwacher Färbung mit Osmiumsäure, von letzteren durch ihre Unlöslichkeit in Eisessig unterscheiden. Ueber die physiologische Bedeutung dieser Einschlüsse spricht sich A. Meyer nicht aus.

Nicht nur bei den Gefässpflanzen, sondern auch bei den Algen, sind vielfach ölartige Tropfen beobachtet worden, deren Bildung jedenfalls zu den Chromatophoren in Beziehung steht, die sich jedoch nicht innerhalb derselben, sondern ausschliesslich an der Peripherie befinden sollen.

Nachdem bereits 1855 von Pringsheim gezeigt worden war, dass bei Vaucheria sessilis die Chlorophyllkörper frei von Stärke sind, dafür aber zahlreiche Oeltropfen zwischen denselben liegen, wurden von Borodin eingehende Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf diese Pflanzenart, namentlich auf die Bildung der ölartigen Tropfen, angestellt. Er cultivirte nämlich Vaucheria sessilis während längerer Zeit bei ununterbrochener Beleuchtung mit der Famintzin'schen Lampe und fand, dass die Oelbildung unter diesen Bedingungen beträchtlich zunahm; das Resultat war dasselbe in vollem Lampenlicht und in Gaslicht, während im blauen Licht eine Zunahme des Oels nicht stattfand. Die Oelbildung war im gelben oder weissen Licht auch nicht immer die gleiche, sondern in schwach wachsenden Fäden viel bedeutender als in stark wachsenden. Um eine merkliche Oelbildung hervorzurufen, musste die

Beleuchtung während mehrerer Stunden fortgesetzt werden; zuweilen sogar war eine merkliche Zunahme des Oelgehalts nach 24 Stunden nicht nachweisbar; noch bedeutend länger liess aber die Auflösung des einmal gebildeten Oels auf sich warten: „Erst nach 3—4 Tagen findet man die Oelmenge des verdunkelten Fadens beträchtlich verringert. Besonders schwer ist es aber, die letzten Oelspuren zum Verschwinden zu bringen; daher ist es so gut wie unmöglich, vollkommen ölfreie Fäden zu erhalten."

Trotz den nicht unwesentlichen Verschiedenheiten zwischen dem Verhalten der Stärkekörner und Oeltropfen bei der Beleuchtung und Verdunkelung, glaubt dennoch Borodin schliessen zu können, dass letztere dieselbe Bedeutung als Assimilationsprodukt haben wie die ersteren.

Im Anschluss an seine letzten umfassenden Untersuchungen über das Chlorophyll, machte Pringsheim auch einige neuen Beobachtungen über die Bildung ölartig aussehender Substanzen durch die Chromatophoren der Algen. „Bei Mesocarpus scalaris finden sich in allen Entwickelungsstadien der Pflanze in jeder Zelle eine grosse Anzahl fettartiger, glänzender, tropfenförmiger Bildungen (Fig. 5—8, Taf. V), die man auf den ersten Blick, da sie auch in Alkohol und Aether verschwinden, leicht für Fett- oder Oeltropfen halten könnte, zumal sie grosse Aehnlichkeit mit den allerdings kleineren Tropfen besitzen, die so oft in den Spirogyra-Bändern auftreten. Diese Tropfen werden sichtlich von der Chlorophyllplatte der Zelle gebildet und secernirt, sie bedecken dieselbe in grosser Zahl und in verschiedener Grösse, treten aus ihr, wie man namentlich in der Profillage deutlich sehen kann, unmittelbar hervor und werden von hier aus in das Protoplasma der Zellen übergeführt. Diese Bildungen sind aber keine Fetttropfen, sondern mit einer resistenten Hülle versehene Bläschen, die in ihrem Inhalt Gerbstoff führen. Dass sie ganz und gar aus Gerbstoff bestehen, soll nicht behauptet werden und ist auch kaum anzunehmen; sie enthalten aber bedeutende Mengen von Gerbstoff innerhalb einer hüllenartigen Umgrenzung."

Zuletzt und am eingehendsten ist die Bildung ölartiger Tropfen durch die Chromatophoren der Algen von Schmitz untersucht worden. Während nach früheren Autoren die „Oeltröpfchen" sich

oft innerhalb der Chlorophyllkörper befinden sollen, liegen sie nach Schmitz stets an der Peripherie derselben, jedoch „ihrer Entstehung nach deutlich abhängig“ von den Chromatophoren. Auftreten von Oeltropfen ist nach Schmitz ganz allgemein „bei grünen Algen, die einige Zeit unter ungünstigen Verhältnissen (z. B. im Zimmer) kultivirt werden. Hier finden sich zunächst längst der Kanten der abgeflachten Chromatophoren, dann auch längs der Fläche derselben regelmässig kleine und grössere glänzende hyaline Körnchen oder Tröpfchen ein, die an Menge zuweilen sehr zahlreich werden und sich allmälig auch in anderen Theilen der Zelle im Protoplasma ausbreiten.“ . . . „Dann treten bei einzelnen grünen Algen (z. B. bei Spirogyra, Zygnema u. a.) grössere glänzende Tropfen von anderer Lichtbrechung in unmittelbarer Nähe der stärkeführenden Chromatophoren und unverkennbar unter der Einwirkung derselben im Protoplasma auf, Tropfen, die wegen ihrer Löslichkeit in Alkohol oder Aether als Oel oder Fett bezeichnet zu werden pflegen. Sie finden sich gewöhnlich nur an Individuen, die (offenbar unter dem Einfluss ungünstiger äusserer Einwirkungen) nur langsam vegetiren. Bei manchen Algen (z. B. Zygnema) nimmt unter dem Einfluss der ungünstigen Kulturbedingungen die Menge dieser Oel- und Fetttropfen, die stets zuerst in der Umgebung der Chromatophoren im Protoplasma entstehen und dann auch in den übrigen Theilen der Zelle sich verbreiten, mehr und mehr zu und kann selbst in solchen Zellen, die in Dauerzustand überzugehen vermögen, eine recht beträchtliche Masse erreichen. Ueberall aber entstehen diese „Oel- und Fetttropfen“ deutlich zuerst unter dem directen Einfluss der Chromatophoren und vertheilen sich erst nachträglich in anderen Abschnitten des Protoplasmas. — Weniger deutlich spricht sich die Abhängigkeit von den Chromatophoren bei den grösseren oder kleineren „Oeltropfen“ aus, die in langsam vegetirenden Zellen der Bacillariaceen so vielfach beobachtet werden. Doch möchte die Analogie mit den zuvor besprochenen Fällen wohl auch hier für die Annahme sprechen, dass diese „Oeltropfen“ unter der unmittelbaren Einwirkung der Chromatophoren angelegt werden.“

Auch bei den Euglenen treten nach Klebs unter ungünstigen Existenzbedingungen rothe Oeltropfen als Degenerationsproducte des Chlorophylls auf; er beobachtete dieselben bei der Cultur von

Euglenen in nährsalzarmem Wasser, in indifferenten Farbstofflösungen (Indigokarmin, Nigrosin), im Dunkeln, sowie auch bei Euglenen, die von Chytridium befallen worden waren.

§ 2. Allgemeines.

Im Grossen und Ganzen lässt unsere Kenntniss der ölartigen Einschlüsse der Chromatophoren noch in vielen Punkten zu wünschen übrig, und ich habe deshalb über diesen Gegenstand ausführliche Untersuchungen angestellt, welche zwar nicht eine definitive Lösung der hierher gehörigen Fragen gebracht haben, immerhin aber eine Erweiterung unserer Kenntnisse bilden dürften.

Während die bisherigen Beobachter die fraglichen Einschlüsse nur in einer beschränkten Zahl von Pflanzen gesehen hatten, habe ich feststellen können, dass ihr Vorkommen ein ganz allgemeines ist. Oelartige Substanzen, die sich in Tropfenform innerhalb der Chromatophoren oder aus denselben ausscheiden, kommen bei allen untersuchten grünen Algen und Phanerogamen vor, bei den Farnen und Moosen habe ich sie bis jetzt nicht beobachtet. Sie werden sowohl von Leukoplasten wie von Chloroplasten, nur ausnahmsweise dagegen von Chromoplasten, gebildet. Entweder liegen die Tropfen zum grossen Theil oder sämmtlich innerhalb des Chromatophor, von der plasmatischen Grundsubstanz desselben rings umgeben, oder sie befinden sich peripherisch dem Stroma aufgesetzt und anscheinend vollständig frei in das Cytoplasma hineinragend. Der erstere Fall ist der gewöhnliche bei den Phanerogamen, den Algen dagegen kommt blos der zweite Modus, welcher bei den Phanerogamen nur bei Leukoplasten vorzukommen scheint (Funkia?, Phajus), zu. Die Entscheidung ist in manchen Fällen sehr schwer und wohl nicht von grosser Wichtigkeit.

Die Oeleinschlüsse der Chromatophoren kommen bei den Phanerogamen in sämmtlichen Organen vor; am leichtesten zu beobachten sind sie in persistirenden Blättern, z. B. in denjenigen von Mesembryanthemum, Agave, Strelitzia, Cordyline vivipara, Orchideen u. s. w., oder in Stengelorganen, so bei den Cacteen und in den Scheinknollen der Orchideen. In abfallenden Blättern treten sie erst kurz vor dem Gelbwerden zum Vorschein. Ausser den von Nägeli (Rhipsalis funalis, Cereus variabilis), Briosi (Musa- und Strelitzia-

Arten), Arthur Meyer (Bromelia Ananas, Bilbergia Quesneliana und pyramidata, Pitcairnia albúcaefolia, Hohenbergia strobilacea, Dracaena fragrans und umbraculifera, Agave lurida) angegebenen Fällen, die ich, soweit ich sie nachuntersuchen konnte, bestätigt fand, habe ich das Vorkommen der Oeleinschlüsse in den Chloroplasten der Blätter aller untersuchten Phanerogamen feststellen können. Die untersuchten Fälle sind folgende: Larix decidua, Iris-Arten, Gladiolus vulgaris, Funkia cordata und ovata, zahlreiche Orchideen, Molinia coerulea und andere Gräser, Vallisneria spiralis, Cordyline vivipara, Lemna trisulca, Mesembryanthemum-Arten, Aesculus Hippocastanum, Ulmus campestris, Rhipsalis salicornioides und andere Rhipsalis-Arten (Stengel), Syringa vulgaris, Laurus sassafras, Philadelphus coronarius, Melilotus officinalis, Cydonia vulgaris, Fraxinus sp., Sambucus nigra, Plantago media, Cheiranthus Cheiri, Helleborus sp., Sempervivum-Arten, Buxus sempervirens.

Irgend eine Ausnahme ist mir nicht begegnet. Die Einschlüsse sind allerdings manchmal sehr klein und schwer zu erkennen (Cydonia, Fraxinus), namentlich bei den Dicotylen, wo sie meist kleiner als bei den Monocotylen sind; unter den letzteren kommen nach meinen Beobachtungen die kleinsten Einschlüsse bei Tradescantia-Arten und den Gräsern vor.

In jugendlichen, kräftig vegetirenden Organen werden nur selten Oeltropfen von den Chromatophoren gebildet; sie sind am längsten bekannt bei Vaucheria, wo sie den Chloroplasten äusserlich befestigt sind; als feinkörnige Trübung kommen sie in den Chromatophoren sämmtlicher Pflanzentheile der Iris-Arten (z. B. I. germanica, pallida, florentina, Pseudacorus), auch in den Chromoplasten der gelbblüthigen Arten vor.

Die Reactionen dieser Oeleinschlüsse sind zwar nicht in allen Fällen ganz genau die gleichen; sie zeigen jedoch gemeinsame Merkmale, aus welchen mit Sicherheit hervorgeht, dass sie chemisch nahe zusammengehören. Sie sind nämlich alle charakterisirt durch Unlöslichkeit in Wasser und Essigsäure, Löslichkeit in Alkohol und Aether, Braunwerden mit Ueberosmiumsäure. Durch diese Reactionen unterscheiden sie sich sowohl von den ätherischen wie von den fetten Oelen, wie es A. Meyer hervorhebt; immerhin aber glaube ich, dass man sie der Einfachheit halber, bis sie chemisch näher

untersucht sind, als Oel bezeichnen kann, indem sie mit den ja ziemlich verschiedenartigen Substanzen, welche Oel genannt werden, eine unverkennbare Aehnlichkeit haben, und sich übrigens von den fetten Oelen kaum mehr unterscheiden als das Ricinusöl, welches, bekanntlich ganz ebenso wie die Oeltropfen der Chromatophoren, in Alkohol löslich ist. Unterschiede zeigen die Oeltropfen der Chromatophoren in ihrem Verhalten gegen Chloralhydrat, in welchem sie bei einigen Pflanzen löslich, bei den meisten jedoch unlöslich sind, sowie gegen Hanstein'sches Methylviolett, das in gewissen Fällen gierig, in anderen nicht oder kaum aufgenommen wird. Die Aehnlichkeiten und Unterschiede zeigt für einige Fälle die folgende Tabelle in übersichtlicher Zusammenstellung:

	Alkohol	Essigsäure	Osmiumsäure	Chloralhydrat	Methylviolett
Vaucheria terrestris	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	ungefärbt
Funkia cordata	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	gefärbt
Iris germanica. Chloropl.	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	gefärbt
id. Leukopl.	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	gefärbt
Ulmus campestris	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	ungefärbt
Rhipsalis salicornioides . .	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	ungefärbt
Aesculus hippocastanum .	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	?
Strelitzia Nicolai	löslich	unlöslich	braun	löslich	?
Oedogonium sp.	löslich	unlöslich	braun	unlöslich	ungefärbt

Bei dem allgemeinen Vorkommen dieser Oeleinschlüsse ist die Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung von Wichtigkeit; dieselbe soll im Folgenden an einigen Specialfällen des Näheren besprochen werden, wobei ich noch manches über die Art ihres Auftretens hinzuzufügen haben werde.

§ 3. Beispiele. (Taf. IV.)

Am längsten bekannt sind die von Nägeli entdeckten grossen Oeltropfen von Rhipsalis, vielleicht wohl die grössten, die überhaupt vorkommen; die Bilder (Fig. 23, Taf. IV) stellen bei sehr starker Vergrösserung Chloroplasten alter Glieder von Rh. salicornioides dar. Ich fand die Einschlüsse nur in alten oder sehr langsam vegetirenden jüngeren Pflanzentheilen. In den äusseren Parenchymschichten sind die Chloroplasten blass, klein und stärkefrei; in den

tieferen Zellen sind sie grösser, von unregelmässig scheibenförmiger Gestalt, und enthalten mehrere sehr dünne Stärkekörner von corrodirten Umrissen, ähnlich wie diejenigen, die ich für Cereus triangularis früher beschrieben habe, jedoch kleiner; sie sind vollständig in dem Stroma eingeschlossen. Die Chromatophoren sowohl der äusseren Gewebepartien wie der inneren enthalten zahlreiche ölartige Tröpfchen, die bei hinreichender Grösse, in sehr dünnen Chromatophoren, ganz farblos erscheinen; diese Einschlüsse sind zahlreich, ungleich gross, theilweise ganz vom Stroma umgeben, theilweise peripherisch gelegen und anscheinend frei in das Cytoplasma hineinragend.

Dass diese Oeltropfen blos ein Degradationsprodukt darstellen, das keine fernere Verwendung im Stoffwechsel findet, zeigt der Umstand, dass sie mit dem Alter an Grösse und Zahl zunehmen und bei dem Tod der Zelle nicht resorbirt werden.

Sehr schön und zahlreich sind die Oeltropfen in den Knollen und Blättern der meisten tropischen Orchideen unserer Gewächshäuser. Massenhaft liegen sie z. B. in den grossen Chromatophoren von Phajus, wo sie von A. Meyer theils für Chlorophyllgrana, theils für „Plasma" gehalten wurden. In den Chloroplasten liegen sie hauptsächlich in der Mitte angehäuft, während sie in dem Randtheile fehlen (Fig. 26); in den Leukoplasten sind sie dem überaus zarten Plasmaüberzug eingebettet oder sind demselben vielleicht aufgesetzt, was sich nicht mit Sicherheit feststellen liess (Fig. 27). Auch bei den Orchideen finden die Oeltropfen keine weitere Verwendung; ihre Zahl nimmt in alternden Blättern zu und sie bleiben nach dem Tod der letzteren ungelöst im Zellraum liegen.

Ein schönes Beispiel von ölartigen Einschlüssen in einjährigen Blättern bietet Funkia cordata. In jugendlichen Blättern fehlen sie ganz; in noch rein grünen, aber älteren Blättern fand ich Anfang Oktober in den übrigens unverändert erscheinenden stärkefreien Chloroplasten wenig zahlreiche, sehr kleine Oeltropfen. Diese Einschlüsse nehmen mit dem Alter des Blattes an Zahl und Grösse zu, während das Stroma des Chromatophor allmälig abnimmt und die Grana eine gelbe Färbung erhalten. Die Oeltröpfchen, die hauptsächlich peripherisch gelegen sind, verleihen schliesslich dem Chromatophor eine maulbeerartige buckelige Gestalt, welche bald mehr

rundlich wird, bald mehr oder weniger scheibenförmig bleibt; die Grösse dieser Einschlüsse ist je nach dem Blatttheil sehr wechselnd; sie sind im Mesophyll relativ gross, in den Chloroplasten der subepidermalen Schicht sehr klein. Schliesslich wird das Stroma ganz resorbirt, die Oeltropfen verschmelzen zu grösseren, welche den Farbstoff in sich aufnehmen und grosse gelbe Kugeln darstellen, die nicht blos die früher getrennten Tröpfchen eines und desselben Chromatophor, sondern auch diejenigen mehrerer Chromatophoren enthalten können; häufig verschmelzen diese gelben Tropfen mit dem ganz farblosen vom Cytoplasma ausgeschiedenen (Fig. 19) Oel, welches sich durch Unlöslichkeit in Alkohol und nicht Färbung mit Methylviolett von den Oeleinschlüssen der Chromatophoren unterscheidet. (Fig. 19—22.)

Nicht nur von den Chloroplasten, sondern auch von den kleinen Leukoplasten der Epidermis werden in alternden Blättern Oeltröpfchen gebildet, welche jedoch nicht in, sondern an dem Stroma auftreten. In ihren Reactionen stimmen sie ganz, wie die Tabelle zeigt, mit denjenigen der Chloroplasten überein. Sie bleiben bei dem Tode der Zelle ebenfalls ungelöst im Zellraum liegen, aber selbstverständlich ungefärbt.

Als Beispiel für das Vorkommen von Oeltropfen in den abfallenden Blättern dicotyler Pflanzen möge Ulmus campestris dienen. Die Vorgänge bei der Bildung dieser Einschlüsse sind denjenigen bei Funkia ovata sehr ähnlich; letztere bleiben aber bedeutend kleiner. (Fig. 17—18.)

Sie entstehen ebenfalls erst in älteren, jedoch noch rein grünen Blättern, und nehmen allmälig an Zahl und Grosse zu, während das Stroma resorbirt wird und die Grana gelbe Farbe annehmen. Die Resorbtion des Stroma ist hier jedoch keine vollständige; die Tröpfchen bleiben vielmehr von Ueberresten desselben getrennt. Auch bei Ulmus werden durch die Leukoplasten der Epidermis ebenfalls kleine Oeltropfen gebildet.

In der Hauptsache ähnlich verhält sich auch Vallisneria spiralis. Die Oeltropfen sind hier in den noch rein grünen, alternden Blättern sehr leicht sichtbar, und nehmen, wie in den bisher besprochenen Fällen, an Zahl und Grösse zu, während das Stroma abnimmt; abweichend aber von allen sonstigen mir bekannten

Pflanzen werden hier beim Absterben die Grana nicht gelb, sondern schön braun-roth, so dass nach der gänzlichen Resorbtion des Stroma rothe Oeltropfen anstatt gelber im Zellraum liegen.

In den soeben beschriebenen Fällen, welchen sich sämmtliche übrigen Phanerogamen mit periodisch abfallendem Laub anschliessen, unterliegt es keinem Zweifel, dass die Oeleinschlüsse der Chromatophoren ein Degradationsproduct darstellen.

In manchen Punkten abweichend und daher beachtenswerth sind die Iris-Arten. Hier nämlich liegen Oeltröpfchen von ganz ähnlichen Eigenschaften, wie die der bisher besprochenen, in sämmtlichen Chromatophoren aller Organe auf allen Stadien der Entwickelung. (Fig. 2—16.)

Als Beispiel mag Iris germanica dienen, und zwar sollen, im Anschluss an die bisher besprochenen Fälle, zunächst die Laubblätter des Näheren betrachtet werden. (Fig. 8—13.)

In allen Theilen der Laubblätter von Iris germanica sind zu jeder Zeit, im Gegensatz zu den übrigen Gewächsen, Oeleinschlüsse in den Chromatophoren enthalten. Dieselben liegen theils als feine Körnelung im Stroma eingebettet und sind im unversehrten Zustande kaum erkennbar; nach dem Aufquellen jedoch treten sie deutlicher zum Vorschein, und Zusatz von Osmiumsäure, oder noch besser von Methylviolett, lässt die Körnchen schärfer hervortreten und giebt zugleich über ihre Natur Aufschluss. Aus dem Verhalten gegen die eben erwähnten sowie die übrigen in der Tabelle zusammengestellten Reagentien, ergiebt sich eine vollständige Uebereinstimmung dieser Oeleinschlüsse mit denjenigen, die in den alternden Chromatophoren anderer Pflanzen, z. B. Funkia cordata, auftreten. Stärke habe ich nur in Spuren, und zwar blos in einigen Zellen, in Form winziger, erst nach Behandlung mit Jodchloral sichtbaren Körnchen aufgefunden, obgleich ich die Blätter im Juni und Juli, nach sonnigen und warmen Tagen, einlegte. Daraus könnte man geneigt sein, anzunehmen, dass bei Iris germanica Oel anstatt Stärke als Assimilationsproduct gebildet wird; dass dies nicht der Fall ist, zeigt erstens der Umstand, dass bei der Verdunkelung eine Wiederauflösung des Oels nicht stattfindet, und geht auch aus den Erscheinungen in alternden Blättern hervor; die Oeltröpfchen nehmen nämlich mit dem Alter allmälig an Grösse zu und werden schliesslich auch in

den ganz unversehrten Chloroplasten leicht sichtbar; namentlich pflegt die Mitte der letzteren eine Gruppe grösserer, glänzender Tröpfchen aufzuweisen, die besonders scharf zum Vorschein kommt, wenn man eine verdünnte Lösung von Methylviolett hinzusetzt; dieselbe nämlich verleiht den Einschlüssen schon nach wenigen Minuten eine dunkelviolette oder schwarze Färbung, während das Stroma den Farbstoff nicht in deutlicher Menge aufnimmt. In alternden und absterbenden Zellen werden Zahl und Dimensionen der Oeleinschlüsse immer grösser, während das Stroma allmälig abnimmt und die Farbe der Grana ins Gelbe übergeht (Fig. 12); wie bei Funkia stellen die gelben, von Oeltropfen vollgepfropften Chromatophoren in alten Blättern maulbeer-artig buckelige Gebilde dar, die alsbald, nach gänzlicher Resorbtion des Stroma, zu gelben Tropfen zusammenschmelzen, indem hier wie in den bisher besprochenen Fällen, der Farbstoff von dem Oel aufgenommen wird; diese gelben Tropfen werden nicht aufgelöst, eine Resorbtion des Oels findet also nicht statt.

In den basalen Theilen der Blätter findet man in den Chloroplasten der tieferen Zellen grössere Einschlüsse von unregelmässigen Contouren, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit corrodirten Stärkekörnern besitzen und in der That von Arth. Meyer, wie früher bereits erwähnt, für solche gehalten worden sind. In Wirklichkeit bestehen diese Einschlüsse aus genau der gleichen Substanz, welche in Form von Körnchen in den übrigen Chromatophoren auftritt. Ueber ihren Ursprung ergiebt die Entwickelungsgeschichte Folgendes: Die meristematische Basis der Blätter enthält grosse Leukoplasten von rundlicher Gestalt und feinkörniger Structur, die äusserlich gewissen zusammengesetzten Stärkekörnern, z. B. denjenigen des Endosperms der Chenopodeen und Caryophylleen, gleichen. Im Wasser quellen diese Leukoplasten stark auf, nehmen dabei eine bräunliche Farbe an und weisen dann in ihrem Inneren unzählige winzige Körnchen in lebhafter Brown'scher Bewegung auf. Nach oben gehen die Leukoplasten allmälig in Chloroplasten über; bei diesem Umwandlungsprocess rücken die Oeleinschlüsse entweder nach der Mitte oder meist nach dem Rande und verschmelzen zu je einem oder zwei Klümpchen von stärkekornähnlichem Aussehen. Weiter oben werden diese Einschlüsse kleiner und schliesslich ganz unsichtbar.

Man könnte daraus den Schluss ziehen; dass sie allmälig resorbirt werden; aus dem Verhalten dieser Einschlüsse in anderen Fällen ist es mir jedoch wahrscheinlicher, dass sie blos bei der Theilung der Chloroplasten allmälig zerkleinert werden, indem sie, ohne an Grösse zuzunehmen, stets auf beide Theilkörner vertheilt werden; ich habe in der That in stark gestreckten Chloroplasten zwei Einschlüsse, einen an jedem Ende, erkennen können (Fig. 7). Aus der Gestalt und dem Verhalten der Einschlüsse in solchen Fällen geht hervor, dass dieselben eine sehr zähflüssige Beschaffenheit besitzen.

In der Epidermis des Blattes bleiben die Chromatophoren farblos; sie sind äusserst zart, etwas in die Länge gezerrt, stärkefrei, enthalten aber ziemlich grosse Oeleinschlüsse von ganz denselben Eigenschaften wie in den sonstigen Blatttheilen.

Das Rhizom von Iris germanica ist bekanntlich reich an grossen Stärkekörnern; dieselben werden, wie ich es bereits in einer früheren Arbeit[1]) erwähnt habe, durch grosse feinkörnige Leukoplasten erzeugt. Die Körnchen, welche diesen letzteren ihr Gefüge und ihren starken, stärkeähnlichen Glanz verleihen, sind Oeleinschlüsse von genau denselben Eigenschaften wie in den Chloroplasten der Blätter. Die Stärkekörner sind den Leukoplasten aufgesetzt und erhalten dementsprechend einen stark excentrischen Bau.

Die Leukoplasten der Wurzel sind weniger zahlreich und kleiner als im Rhizom, im Uebrigen denselben ganz ähnlich; sie erzeugen ebenfalls Stärkekörner, welche jedoch nicht wie im Rhizom meist in Einzahl, sondern vielmehr gewöhnlich in Mehrzahl den Chromatophoren aufgesetzt sind, aber nur relativ unbedeutende Grösse erreichen; in den peripherischen Zellen fehlt die Stärke vollständig.

Aehnlich wie in den Blättern zeigt sich auch in der Wurzel dass die Oeleinschlüsse blos einen Auswurfsstoff darstellen, der keine weitere Verwendung findet; die peripherischen Zellen sterben nämlich allmälig ab, ihr Inhalt verschwindet, mit Ausnahme der Oeleinschlüsse, die ähnlich wie in den Blättern, nach der Resorbtion des Stroma, zu grossen Tropfen verschmelzen, die in diesem Falle jedoch selbstverständlich nicht durch Xanthophyll gelb gefärbt, sondern

1) Bot. Zeit. 1880, Sp. 893. Vgl. auch A. Meyer, Bot. Zeit. 1881, Sp. 857, Taf. IX, Fig. 4 u. 5.

ganz farblos sind und mit den im Uebrigen entleerten Zellhäuten abgeworfen werden.

Die Blüthe von Iris germanica enthält nur kleine und spärliche, theils grüne, theils farblose Chromatophoren von ähnlichen Eigenschaften wie in den übrigen Theilen der Pflanze. Dagegen enthalten die gelbblüthigen Iris-Arten, so z. B. Iris Pseudacorus, in ihren Perigonblättern sehr zahlreiche, lebhaft gefärbte Chromoplasten; dieselben besitzen im unversehrten Zustand meist etwas gestreckte, rundliche oder spitzige Gestalten und sind ähnlich wie die Leukoplasten von sehr kleinen Oeleinschlüssen ganz vollgestopft; vereinzelt liegen in jedem Chromoplasten einige grössere Einschlüsse von glänzend weisser Farbe. Im Wasser quellen die Chromoplasten ähnlich wie die Leukoplasten zu grossen, zarten Kugeln auf, in welchen die Einschlüsse lebhafte Brown'sche Bewegungen ausführen.

Die Eigenschaften dieser Einschlüsse sind ganz genau die gleichen, wie diejenigen der Chloroplasten und Leukoplasten.

Die Chromoplasten der Blüthe von Iris Pseudacorus entstehen aus kleinen, etwas gestreckten Leukoplasten, die bereits von Oeleinschlüssen vollgestopft sind; sie wachsen allmälig heran und erhalten ihre gelbe Färbung ohne vorübergehende Ergrünung und ohne Stärkekörner zu erzeugen. In den abgestorbenen Blüthen sind die Oeltropfen noch vorhanden.

Ausser bei Iris habe ich Oeleinschlüsse in Chromoplasten nur noch bei einer Oncidium-Art beobachtet.

Das ganze Verhalten der Oeleinschlüsse bei Iris zeigt, dass sie ganz ähnlich wie bei denjenigen Pflanzen, wo sie erst in alternden Organen auftreten, einen Auswurfsstoff darstellen, der keine weitere Verwendung findet; sie werden vor dem Tod der Zelle nicht resorbirt, sondern verbleiben im Zelllumen mit den sonstigen, keiner weiteren Verwendung fähigen Stoffe und es liegt keine Erscheinung vor, welche zu der Annahme berechtigen würde, dass sie je nach ihrer Bildung wieder aufgelöst werden; sollte eine Auflösung stattfinden, so würde sie jedenfalls nur auf einen sehr kleinen Bruchtheil beschränkt bleiben.

Ganz anders soll, wie in dem historischen Abriss gezeigt, nach Borodin die Bedeutung der Oelbildung bei Vaucheria sein; nach diesem Forscher würde dieser Erscheinung die gleiche Bedeutung

im Assimilationsprocess zukommen wie der Stärkebildung bei anderen Pflanzen. Eine Substanz von ganz genau den gleichen Eigenschaften wie das Oel der Vaucheria-Arten wird unter Umständen, namentlich bei langsamem Wachsthum, von allen oder doch den meisten grünen Algen, und zwar nicht als Produkt der Assimilation, sondern ähnlich wie bei den Phanerogamen als einen keine weitere Verwendung findenden Auswurfsstoff, an der Peripherie der Chromatophoren erzeugt; einem und demselben Stoff würde dementsprechend bald eine hochwichtige Rolle als Baumaterial, bald nur die Bedeutung eines nutzlosen Degradationsprodukts zukommen. Unmöglich ist eine solche ungleiche Bedeutung des gleichen oder eines sehr ähnlichen Stoffwechselprodukts bei ungleichen Pflanzenarten allerdings nicht und ist vielleicht auch nicht ohne Analogon, indem die Gerbsäuren, wie es scheint, ebenfalls bald einen Reservestoff, bald einen Auswurfsstoff darstellen. Immerhin jedoch scheinen mir die Versuche Borodin's nicht beweisend; derselbe cultivirte nämlich seine Versuchspflanzen unter höchst ungünstigen Existenzbedingungen, welche, nach unseren Erfahrungen, gewiss auch bei anderen grünen Algen die Bildung von Oel durch die Chromatophoren, jedoch als Degradationsprodukt, veranlasst haben würden, und zwar würden ebenso, wie in den Versuchen Borodin's, langsam wachsende Fäden mehr Oel erzeugen als die rasch wachsenden. Dass bei continuirlicher Beleuchtung eine Zunahme des Oels in den Versuchen Borodin's stattfand, kann demnach nicht als ein Beweis, dass dasselbe ein Assimilationsprodukt sei, betrachtet werden, umsomehr, als, wie er es selber angiebt, die Zunahme des Oels äusserst langsam vor sich ging. Wichtiger ist die Angabe, dass im Dunkeln eine Abnahme des Oels stattfand; allerdings habe ich vergeblich versucht, durch Verdunkelung eine merkliche Abnahme des Oels hervorzurufen; die Erscheinung in Borodin's Versuchen dürfte wohl darauf zurückzuführen sein, dass bei Lichtabschluss eine viel raschere Streckung der Fäden als bei continuirlicher Beleuchtung stattfand und dementsprechend die Oeltropfen relativ spärlicher erschienen; ein gänzliches Verschwinden des Oels hat nämlich Borodin nie beobachtet.

Aus diesen Gründen bin ich zu der Annahme geneigt, dass die

Oelbildung auch bei Vaucheria in keinem directen Zusammenhang mit dem Assimilationsprocess steht; die Entscheidung muss jedoch ferneren Untersuchungen überlassen bleiben.

Wir haben es demnach in den „Oeleinschlüssen“ mit einem ganz allgemeinen Produkt, und zwar, ähnlich wie mit der Stärke, den verschiedenartigen Pigmenten u. s. f., einem charakteristischen Produkt der Chromatophoren zu thun; dasselbe unterscheidet sich nämlich constant von allen ölartigen Stoffen, welche im Cytoplasma, oft in derselben Zelle, erzeugt werden, — wiederum auch ein Beweis, dass die chemischen Vorgänge in Chromatophoren und Cytoplasma sehr ungleich sind. — Andererseits spricht sich wieder in der Oelbildung die grosse Analogie zwischen den verschiedenen Arten von Chromatophoren aus; aus der vollständigen Uebereinstimmung der ölartigen Stoffe geht, wie aus der ihnen allen gemeinsamen Stärkebildung, hervor, dass Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten eine ganz ähnliche plasmatische Grundlage, in welcher sich ähnliche chemische Vorgänge abspielen, besitzen.

7. Die Theilung der Chromatophoren[1].

Dass die Chromatophoren sich durch Theilung vermehren, wurde 1846 von Nägeli entdeckt und die von ihm gegebene Darstellung ist in vielen Punkten noch zutreffend, so dass ich sie hier in extenso wiedergeben zu müssen glaube:

„Sie (die grünen Farbbläschen: Chloroplasten) entstehen ferner durch Theilung aus einem Mutterbläschen. Dasselbe streckt sich in

---

1) Litt.: Nägeli, Zeitschr. für wiss. Botanik 3 u. 4, p. 112. — Milde, Nova Acta etc., Bd. 23, 2. Abth., p. 624. — Wigand, Botanische Untersuchungen, 1854, p. 37. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, p. 3 u. 65. — Sachs, Flora 1862, p. 135. — Sanio, Bot. Zeit. 1864, p. 199. — Mikosch, Oesterr. bot. Zeitschr. 1877, No. 2. — Schaarschmidt Gyula. A Chlorophyll és a növényi sejtmag morphologiájához. Kolozsvart 1881. — Schimper in Strasburger's Theilungsvorgang der Zellkerne, Bonn 1882, p. 103. — Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, p. 90. — A. Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1884, p. 55.

die Länge, theilt sich durch eine Wand und trennt sich in zwei neue Farbbläschen. Ich habe diese Theilung der grünen Farbbläschen bei Algen, z. B. bei Bryopsis Balbisiana, Valonia ovalis, im Farnkeimblatt und bei Nitella gesehen. Diese Theilung zeigt sich zuweilen so, dass man blos rings eine Einschnürung bemerkt, welche nach innen fortrückt und zuletzt das Chlorophyllbläschen in zwei theilt. In anderen Fällen erkennt man jedoch zuerst eine Scheidewand und die scheinbare Einschnürung erweist sich einfach als das Auseinanderweichen der schon gebildeten Tochterbläschen. Dadurch überzeugt man sich leicht, dass im ersten Falle die Scheidewand wegen ihrer Zartheit oder wegen schiefer Lage übersehen wurde.

„Man könnte nun zwar einwenden, jene Theilung sei blos scheinbar und werde künstlich durch zwei dicht nebeneinander liegende Farbbläschen erzeugt. Und in der That werden solche Zustände künstlich erzeugt, wenn unter dem Mikroskop zwei Bläschen so dicht aneinander zu liegen kommen, dass sie durch gegenseitigen Druck abgeplättet werden. Es fragt sich demnach, ob mit jener scheinbaren Theilung die Chlorophyllbläschen in der Pflanzenzelle an Zahl zunehmen oder nicht. Nitella hat mir dafür einen Beweis geliefert.

„Ich untersuchte am gleichen Individuum von Nitella syncarpa die Endzellen der Blätter in verschiedenen Altersstufen, nämlich 1) bei 0,080‴, 2) bei 0,500‴, 3) bei 1,5‴ und 4) bei 6‴ Länge. Der Durchmesser nahm von 0,030‴ zu 0,050‴, 0,060‴ und 0,090‴ zu. Die Chlorophyllbläschen lagen an der Wandung in senkrechten Reihen. Alle zeigten ungefähr die gleiche Grösse und eine vollkommen regelmässige Gestalt, sowohl in den jüngeren als in den älteren Zellen. Einige schienen in Theilung begriffen. Es musste eine wirkliche Theilung und Fortpflanzung sein, wenn die Zahl der Chlorophyllbläschen von den jüngeren zu den älteren Zellen zunahm, denn von kleinen jungen Bläschen, welche frei und zwischen den übrigen Bläschen entstehen möchten, sah ich keine Spur, weder zwischen den Bläschen der gleichen Reihe, noch zwischen den Reihen selbst. Ich zählte nun die Reihen und fand deren constant ca. 80, sowohl in den jüngeren als in den älteren Zellen. Eine Vermehrung der Reihen hatte nicht statt; wirklich sah ich auch keine

Chlorophyllbläschen, welche sich senkrecht in zwei nebeneinander liegende Bläschen theilten. Dagegen fand ich in der ersten und kürzesten der vier erwähnten Zellen 40 Bläschen in einer Reihe, in der zweiten Zelle 150, in der dritten 500, in der vierten und längsten Zelle 2000. Die Zahl der Chlorophyllbläschen hatte, während das Wachsthum der Zelle von einer Länge = 0,080'''' bis zu einer Länge von 6''' in jeder Reihe von 40 bis zu 2000, in der ganzen Zelle von 3200 zu 160000 zugenommen. Während also die Zelle 75 mal länger wurde, mehrten sich die Chlorophyllbläschen um das 50 fache.

„Das Nämliche fand ich in den Zellen des Stammes der gleichen Pflanze. Bei einer Länge von 1,3''' und einem Durchmesser von 0,14''' zählte ich etwa 160 Reihen, in jeder Reihe etwa 325 Bläschen, — bei einer Länge von 20''' und einem Durchmesser von 0,2''' zählte ich wieder etwa 160 Reihen, dagegen etwa 3500 Bläschen in jeder Reihe, — und endlich bei einer Zellenlänge von 30''' und einem Durchmesser von 0,24''' fand ich etwa 160 Reihen und etwa 6700 Chlorophyllbläschen in jeder Reihe. Auch hier hatten die Bläschen in einer Zelle eine ziemlich gleiche Grösse und eine regelmässige Stellung. Einzelne zeigten Quertheilung; junge kleinere Bläschen zwischen den übrigen sah ich keine, so dass auch hier die Vermehrung blos durch Theilung bewirkt werden konnte.“

Die seither über diesen Gegenstand veröffentlichten Angaben enthalten nichts sehr wesentlich Neues, wenigstens, soweit ich sie bestätigen kann.

Nach den Untersuchungen Nägeli's wurden einige diesbezügliche Beobachtungen von Sachs an den Paraphysen der Blüthe von Funaria, von Milde in Prothallien von Equiseten, von Wigand in solchen von Polypodiaceen, von Hofmeister bei Anthoceros gemacht, welche die Nägeli'schen Beobachtungen wesentlich bestätigten; die von Hofmeister gegebene Darstellung des Theilungsvorganges bei Anthoceros ist jedoch nicht ganz zutreffend. Etwas eingehendere Untersuchungen, die jedoch ebenfalls nichts sehr wesentlich Neues ans Licht brachten, wurden von Sanio bei Peperomia blanda angestellt.

Ein etwas abweichender und interessanter Fall wurde 1877 von Mikosch genau untersucht und beschrieben, nämlich der

Theilungsvorgang der Chloroplasten in der Luftwurzel von Hartwegia comosa. Dasselbe Object wurde dann von Schaarschmidt mit abweichenden Resultaten wieder untersucht, während meine Beobachtungen und diejenigen A. Meyer's die Darstellung Mikosch's in den Hauptpunkten bestätigten. Allerdings haben Mikosch und Meyer zwischen unveränderten und desorganisirten Chloroplasten nicht immer unterschieden und daher auch einige ungenaue Angaben gemacht.

Am geeignetsten sind für die Untersuchung die Luftwurzeln von Hartwegia, obgleich der Vorgang in den Blättern der gleiche ist. Rundliche, einfache Chloroplasten sind in der Wurzel eher weniger häufig als Theilungsstadien; die Grana sind in ihnen mehr oder weniger gleichmässig vertheilt, häufig jedoch an gewissen Randtheilen spärlicher. In verlängerten, eingeschnürten Körnern ist, wie Mikosch es angiebt, die mittlere Zone ganz farblos und homogen; Einschlüsse lassen sich in derselben nicht nachweisen. Die Theilung findet in diesem weissen Streifen statt und zwar kann man häufig an bereits getrennten Körnern noch ein schmales farbloses Randstück, als Ueberrest der farbstofffreien Theilungszone, erkennen. In einem Punkte ist die Beschreibung Mikosch's sowie die wesentlich gleiche A. Meyer's nicht ganz richtig, darin nämlich, dass beide Autoren den weissen Streifen bereits vor der Verlängerung auftreten lassen; an unversehrten, scheibenförmigen Körnern habe ich eine mittlere farblose Querzone nie beobachten können, obgleich Bilder, wie sie Mikosch zur Stütze seiner Darstellung gebracht, mir nicht selten zu Gesicht gekommen sind. Dieselben entstehen aber erst bei der Wirkung des Wassers auf die bisquitförmigen Körner, dadurch, dass die Substanz des farblosen Streifens zu einer kugeligen Blase anschwillt, welcher die beiden grün gefärbten, viel weniger gequollenen Theile meniskenartig aufgesetzt bleiben.

Derartige Theilungsvorgänge mit Auftreten einer farblosen Theilungszone sind nicht auf Hartwegia beschränkt; ich habe ähnliche, wenn auch weniger auffallende Bilder bei Iris germanica beobachtet. Mikosch giebt an, den weissen Streifen bei Hartwegia nicht immer gesehen zu haben, und ich bin in der That geneigt, anzunehmen, dass er nicht überall zur Ausbildung kommt, da ich ihn ebenfalls zuweilen nicht erkennen konnte.

Eine von der oberen, wesentlich mit der Mikosch's übereinstimmenden, sehr abweichende Darstellung der Theilungsvorgänge der Chloroplasten bei Hartwegia hat Schaarschmidt gegeben, und demselben hat sich seitdem Schmitz in der Hauptsache angeschlossen. Die Angaben des ersteren hatte ich früher bereits als unrichtig bezeichnen müssen, und zu dem gleichen Schluss ist auch A. Meyer gekommen. Schaarschmidt zufolge würde in der farblosen Querzone eine Längsstreifung sichtbar sein, allerdings nicht im frischen Zustande, sondern erst nach Behandlung mit Osmiumsäure, und die Streifen oder Fäden sollen in kleine Körner endigen. Ueber diese Angaben Schaarschmidt's kann ich nach erneuter Prüfung nur wiederholen, was ich bereits geschrieben, nämlich, dass es sich dabei um Kunstprodukte handelt, die sich ungezwungen auf Vacuolenbildung unter dem Einfluss des Reagens zurückführen lassen.

Während ich mich also genöthigt finde, die Angaben Schaarschmidt's als unrichtig zurückzuweisen, und A. Meyer dieselben theilweise als „entschieden falsch", theilweise als „sehr fraglich" bezeichnet, ist Schmitz, wie gesagt, wesentlich zu denselben Resultaten gekommen. Der Unterschied zwischen unseren Beobachtungen hängt damit zusammen, dass Schmitz den Härtungsmitteln, spec. der Pikrinsäure, ein viel grösseres Zutrauen schenkt als ich, und daher bei vollständiger Uebereinstimmung des thatsächlich Beobachteten unsere Ansichten auseinandergehen, indem ich als Kunstprodukt betrachte, was Schmitz nur als deutlicher gewordene präexistirende Structurverhältnisse ansieht. Ich habe mich von der Anwesenheit von Fibrillen und Netzen im unversehrten Protoplasma nie überzeugen können und kann mich auch der Darstellung, welche Schmitz im Zusammenhang mit seinen Protoplasmabeobachtungen von der Theilung der Chloroplasten giebt, in vielen Punkten nicht anschliessen.

Schmitz unterscheidet zwischen zwei Theilungsmodi der Chromatophoren, die so ziemlich der direkten und indirekten Kerntheilung parallel gestellt werden könnten, übrigens jedoch durch alle möglichen Uebergänge verbunden sind und sogar in derselben Zelle combinirt vorkommen. Der einfachste Modus ist die Durchschnürung, wie sie von früheren Autoren allein angenommen wurde, der zweite,

der im Wesentlichen mit dem von Schaarschmidt bei Hartwegia und einigen anderen Objekten übereinstimmt, besteht in einer ziemlich simultan stattfindenden Zerschneidung. Der Unterschied zwischen den beiden Theilungsweisen bezeichnet Schmitz dahin, dass „im ersteren Falle in der Theilungsebene die Substanzmasse des alten Chromatophors zu einem einzelnen dickeren Strange sich zusammenzieht und dann erst sich zertheilt, im zweiten Falle dagegen zu einer grösseren Anzahl derberer Fibrillen oder zu einer noch grösseren Anzahl feinerer oder feinster Fibrillen sich auszieht, die nun ebenso wie jener einzelne Strang zuletzt durchreissen."

Ich muss gestehen, dass ich diesen Zerschneidungsvorgang nie beobachtet habe und in den erwähnten Fibrillen theils Gerinnungsprodukte, theils gewöhnliche Plasmafäden erblicken muss. Die ausführliche Darstellung Schmitz' ist übrigens reich an interessanten Einzelheiten über die Theilungsvorgänge bei den Algen, namentlich über die grösseren Chromatophoren. Hervorgehoben sei nur, dass nach Schmitz nicht blos Zwei-, sondern auch Vieltheilung vorkommt, nur selten allerdings in vegetativen Zellen (Siphonocladaceen), dagegen häufiger bei der Bildung zahlreicher Fortpflanzungszellen aus einer Mutterzelle; in manchen Fällen allerdings (Ulothrix) findet nach Schmitz nicht simultane Vieltheilung, sondern rasch auf einander folgende Zweitheilung statt.

Die Chromoplasten theilen sich ganz ähnlich wie die Chloroplasten und das Gleiche gilt von den Leukoplasten, von welchen man jedoch Theilungsstadien seltener zu sehen bekommt.

Schlussbetrachtungen.

Die im Vorhergehenden niedergelegten Ergebnisse theils eigener, theils fremder Beobachtungen enthalten noch durchaus nicht eine definitive Lösung der mannigfachen Fragen, welche sich an den feineren Bau der Chromatophoren knüpfen. Besonders unbefriedigend ist noch unsere Kenntniss der protoplasmatischen Grundlage, des Stroma; abgesehen von dem vollständigen Dunkel, welches die

physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasma überhaupt umgiebt, stellen sich in Bezug auf dasselbe manche, weniger fundamentale Fragen, deren Lösung jetzt schon möglich und sehr wünschenswerth erscheint. Es wäre z. B. von Wichtigkeit, das Stroma einer genauen mikrochemischen Untersuchung zu unterwerfen, und zwar bei möglichst verschiedenartigen Objekten, um festzustellen, ob die Chromatophoren sich durch bestimmte Reaktionen constant von den anderen protoplasmatischen Gebilden unterscheiden; was wir bis jetzt darüber wissen, beschränkt sich auf einige wenige, interessante, aber nicht abschliessende Beobachtungen von Zacharias. Abgesehen von der grossen Wichtigkeit dieser Frage an sich, würde das Auffinden bestimmter Reaktionen den Nachweis der Chromatophoren in zweifelhaften Fällen ungemein erleichtern.

Es frägt sich ferner, ob bei den Metamorphosen der Chromatophoren das Auftreten resp. Verschwinden der Pigmente von Veränderungen in der Beschaffenheit des Stroma begleitet ist. Meyer nimmt an, dass dasselbe beim Uebergang der Chloroplasten in Leuko- oder Chromoplasten reducirt wird, was wohl für manche, aber nicht alle Fälle gilt. Es giebt aber einige Gründe, die, wie ich glaube, entschieden für einen Unterschied in den Eigenschaften des Stroma der verschiedenartigen Chromatophoren spricht, so z. B. reagiren die Chloroplasten sowie die vielleicht wohl auch chlorophyllhaltigen Chromatophoren der braunen[1]) und rothen Algen verschiedenen Reizen gegenüber mit Gestaltsänderungen, während die Leukoplasten und Chromoplasten, soweit untersucht, sich ganz passiv verhalten. Auf einen solchen Unterschied muss man auch gewiss die oft tiefgreifenden Gestaltsänderungen, welche die Metamorphosen begleiten, zurückführen; wie in diesem und dem vorigen Abschnitt gezeigt wurde, werden die kugeligen Leukoplasten zu scheibenförmigen Chloroplasten und umgekehrt, und die Chromoplasten erhalten meist, ganz abgesehen von etwaigen Krystallbildungen, eine, von den übrigen Chromatophoren derselben Pflanze, sehr abweichende Gestalt.

Dagegen glaube ich nicht, dass man ohne Weiteres als Beweis

---

1) Nachtr. Anm. Von Hansen ist neuerdings Chlorophyll in den Phaeoplasten nachgewiesen worden. Bot. Zeit. 1884, No. 41.

für einen Unterschied in den Eigenschaften des Stroma das ungleiche Verhalten der verschiedenartigen Chromatophoren in Bezug auf die Assimilation betrachten kann; es wäre wohl denkbar, dass das Auftreten von Chlorophyll resp. eines anderen geeigneten Pigments allein schon genügte, um ohne weitere Modifikation bisher nicht assimilirendes Chromatoplasma der Assimilation fähig zu machen.

Etwas besser als über das Stroma sind wir bereits über seine geformten Producte unterrichtet, und es ist wahrscheinlich, dass schon eine baldige Zukunft sehr bedeutende Fortschritte in dieser Hinsicht aufzuweisen haben wird. Jetzt schon kann man den Satz aufstellen: dass die verschiedenen Stoffe, die von dem Chromatophor erzeugt werden, nie als Produkte des Zellplasma oder des Zellkerns vorkommen; dass überhaupt die chemischen Vorgänge im Chromatoplasma constant von denjenigen, die sich im Cytoplasma und im Nucleoplasma abspielen, abweichen.

Durch Sachs wurde zuerst nachgewiesen, dass die Production von Kohlenstoffverbindungen auf Kosten des anorganischen Materials ausschliesslich in den Chromatophoren, nie im Cytoplasma oder im Zellkern vor sich geht, und diese Thatsache hat noch in jüngster Zeit durch Engelmann's wichtige Arbeiten eine neue Bestätigung erhalten.

Die verschiedenartigen Stoffe, die als geformte Einschlüsse oder Ausscheidungen der Chromatophoren in diesem Abschnitt behandelt worden sind, sowie auch die Stärkekörner, sind ausschliessliche Produkte der Chromatophoren, welche nie von dem Cytoplasma oder dem Zellkern gebildet werden.

Als vollständig feststehend ist zunächst die Thatsache zu betrachten, dass der Chlorophyllfarbstoff nie ausserhalb der Chromatophoren auftritt. Aus den Beobachtungen Dehnecke's, den meinigen und denjenigen A. Meyer's geht mit völliger Sicherheit hervor, dass bei den höheren Pflanzen, bis zu den Moosen abwärts, das Chlorophyll nur von den Chromatophoren gebildet wird und das Gleiche hat Schmitz für die Algen nachgewiesen. An das Cytoplasma gebundenes, sogenanntes „ungeformtes“ Chlorophyll, existirt bei den Pflanzen nicht, mit der zweifelhaften Ausnahme der ungegliederten (?) Zellen der Spaltpflanzen, obgleich noch in den Arbeiten

der neuesten Zeit grüne „Plasmawölkchen“ gelegentlich erwähnt werden.

Ganz das Gleiche wie vom Chlorophyll gilt auch von den übrigen Pigmenten. Keines derselben kommt auch nur mit ähnlichen Eigenschaften im Cytoplasma oder im Zellsaft vor, und der Zellkern erzeugt bekanntlich überhaupt keine Pigmente.

Auch der ölartige Stoff, den wir als beinahe ganz allgemeines Produkt alternder Chromatophoren kennen lernten, unterscheidet sich constant durch sehr charakteristische Eigenschaften von allen sonstigen ölartigen Inhaltsstoffen der Zelle.

Die Eiweisskrystalle der Chromatophoren bestehen zwar aus eiweissartigen Stoffen (im weitesten Sinne), ähnlich wie die im Zellkern und im Cytoplasma auftretenden; sie zeigen sich aber ausnahmslos durch ihre Reactionen als sehr verschieden von diesen.

Ganz das Gleiche endlich gilt auch von der Stärke; von dieser können wir nach unseren schon sehr ausgedehnten Erfahrungen annehmen, dass sie blos durch Chromatophoren erzeugt wird. Ich habe bereits in einer 1880 erschienenen Arbeit, auf Grund ausgedehnter Untersuchungen, die sich allerdings nur auf höhere Pflanzen erstreckten, behauptet, dass die Stärkekörner stets durch Chromatophoren erzeugt werden. Während man früher annahm, dass dieselben in chlorophyllfreien Pflanzentheilen im Zellplasma entstehen, fand ich in allen untersuchten Fällen geformte „Stärkebildner“, farblose Chromatophoren, welche die Funktion der Stärkebildung auf Kosten schon assimilirter Stoffe verrichten, eine Funktion, welche in gewissen grünen Geweben von den Chloroplasten neben der Assimilation übernommen wird. Ich schloss meine Arbeit mit dem Satz: „In den chlorophyllfreien Zellen sind es auch bestimmte Organe, welche die Stärke erzeugen, und diese Organe sind nichts anderes, als unentwickelte Chlorophyllkörner, die, unter dem Einfluss des Lichtes, sich im Allgemeinen zu solchen umzubilden vermögen. Andererseits sind die Chlorophyllkörner nicht immer blos Organe der Assimilation; sie üben vielmehr ausserdem in Reservestoffbehältern und Leitgeweben dieselben Funktionen aus, wie die Stärkebildner der nicht assimilirenden Zellen; sie erzeugen Stärke aus den aus anderen Pflanzentheilen zugeführten assimilirten Stoffen.“

Meine Befunde erfuhren seitdem eine ausgedehnte Bestätigung durch verschiedene Beobachter, und ich habe sie selber in einer späteren Arbeit weiter vervollständigt. Namentlich wichtig war der Nachweis, dass auch in solchen, von den übrigen weit abweichenden Zellen, wie den Siebröhren (E. Schmidt[1]) von A. Meyer bestätigt), Milchröhren (Potter)[2]), Embryosäcken, Eizellen die Stärkebildung durch Chromatophoren bedingt wird; es stellte sich auch heraus, dass die Angaben über Stärkebildung im Zellkern nicht richtig waren. Bei den Algen findet die Stärkebildung, mit äusserst seltenen Ausnahmen, nur in chlorophyllhaltigen Zellen statt; bei den Characeen, wo die farblose Eizelle Stärkekörner erzeugt, fand Schmitz farblose Chromatophoren. Demnach gilt, wie Schmitz es hervorhebt, der Satz, dass die Stärkebildung an die Chromatophoren gebunden ist, auch für die Algen.

Es werden jedoch einige Ausnahmen angegeben. So konnte Strasburger in den Makrosporen von Marsilia und in den Markstrahlzellen von Pinus silvestris geformte Stärkebildner nicht finden. Wenn man bedenkt, wie überaus zart die Leukoplasten gewöhnlich sind, wie wenig sie sich in vielen Fällen von dem umgebenden Plasma unterscheiden, und dass sie sich gegen Tinktionsmittel beinahe ebenso verhalten wie gewöhnliches Plasma, so wird man a priori zugeben müssen, dass es Fälle giebt, wo wegen ungünstiger Beschaffenheit des Zellinhalts mit unseren jetzigen Hülfsmitteln der Nachweis wirklich vorhandener Chromatophoren unmöglich ist, ist es ja trotz unserer überaus weit fortgeschrittenen Kenntniss der Tinctionen des Zellkerns und trotz seinem charakteristischen Verhalten sowie seiner relativen Grösse und starken Lichtbrechung nicht immer möglich, denselben mit Sicherheit nachzuweisen. In gewissen Fällen kann man indirect auf das Vorhandensein von Leukoplasten schliessen, so bei der Bildung vieltheiliger, zusammengesetzter oder excentrischer Stärkekörner, ferner da, wo Ergrünung unter dem Lichteinfluss eintritt. Es giebt aber auch Fälle, wo diese Criterien fehlen, und wo wir uns auf die Analogie berufen müssen. Hierher gehören die Stärkekörner in den Sporen von Marsilia, die aller Analogie nach

1) Bot. Zeit. 1882, Sp. 461.
2) Vgl. Bot. Centralbl., Bd. XVIII, p. 31.

nur von einer äusserst dünnen Leukoplastenhülle umgeben sind und in einem ganz dicht körnigen Plasma eingebettet liegen; mit unseren jetzigen Hülfsmitteln wäre der Nachweis der Leukoplasten in diesem Falle einfach unmöglich; dass solche in der Spore aber vorhanden sind, geht aus dem Umstande hervor, dass aus derselben sich das Chromatophoren führende Prothallium entwickelt. Ganz Aehnliches gilt auch von Pinus; es ist in sehr zahlreichen Fällen leicht die Chromatophoren, die häufig grün sind, in den Markstrahlen der Holzgewächse zu sehen; bei anderen ist der Nachweis mehr oder weniger schwierig; in einigen Fällen, wie bei Pinus, nicht mehr möglich, eine Folge der beinahe ganz übereinstimmenden Lichtbrechung und der körnigen Beschaffenheit des umgebenden Plasmas.

In dem zuerst von Klebs genauer beschriebenen Falle des Vorkommens von Stärkekörnern in farblosen Chlamydomonaden sollen nach Schmitz geformte Chromatophoren nicht vorhanden sein. Die Angaben von Schmitz beziehen sich aber eben nur auf stärkehaltige Individuen; es wäre zunächst nothwendig gewesen, etwa durch Cultur in einem nährstoffarmen Medium, eine partielle oder gänzliche Auflösung der Stärke zu bewirken; an nicht excentrischen Stärkekörnern bildet der Leukoplast nur eine sehr dünne, oft schwer erkennbare Hülle, welche oft leicht sichtbar wird, sobald das Stärkekorn aufgelöst oder bedeutend reducirt ist. Eine Angabe bei Klebs spricht andererseits entschieden für das Vorhandensein von Leukoplasten. Derselbe schreibt nämlich von einer farblosen, der grünen Chlamydomonas multifilis ähnlichen Form: „Zahlreiche Stärkekörner sind in Form einer hohlkugeligen peripherischen Schicht gelagert, scheinbar entsprechend dem bei der grünen Form sich findenden Chlorophyllträger.“ Dazu kommt, dass diese farblose Form höchst wahrscheinlich nur eine Varietät, eine Anpassungsform der Ch. multifilis ist, in welcher die Stärkebildung nur im peripherisch gelegenen Chromatophor stattfindet; es müsste also neben dem Chlorophyllverlust eine tiefgreifende Veränderung in den Eigenschaften des Cytoplasma eingetreten sein, oder vielleicht eine intime Vermischung des Chromatoplasma mit dem letzteren.

Bis jetzt habe ich die mit dem Amylum häufig verglichenen

Stoffe, die als Paramylon, Florideenstärke, Phaeophyceenstärke bekannt sind, unberücksichtigt gelassen. Dieselben sind eben nicht als solche Produkte der Chromatophoren, sondern des Cytoplasma. Mit Recht wird dies für das Paramylon von Klebs behauptet, während Schmitz, mehr aus Analogie als auf Grund beweisender Thatsachen, annimmt, dass dasselbe, ähnlich wie die Stärke, ein direktes Produkt der Chromatophoren sei. Analogieschlüsse sind in diesem Falle aber nicht zulässig, da sich das Paramylon in seinen Reactionen durchaus von dem Amylum unterscheidet und mit demselben überhaupt nur eine äussere, durchaus nichts beweisende Aehnlichkeit besitzt; es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass zwischen Paramylon und Stärke der chemische Unterschied nicht ebenso gross sei oder noch grösser als etwa zwischen letzterer und Cellulose. Dagegen geht aus mehreren Thatsachen mit Sicherheit hervor, dass die genetischen Beziehungen des Paramylon zu den Chlorophyllkörpern nur indirecte sind, dass erstere keineswegs ein unmittelbares Produkt der letzteren darstellen. Nie sind die Paramylonkörper an den Chromatophoren befestigt, oft von denselben weit entfernt, und dass sie in der That häufig vorwiegend in der Nähe der Chromatophoren getroffen werden, rührt, wie Klebs bemerkt, nur daher, dass letztere das Material liefern, welches von dem Cytoplasma zu Paramylon verarbeitet wird. Dass letzteres nicht wie die Stärke durch die Chromatophoren gebildet wird, geht u. a. aus den Gestalten der Paramylonkörper hervor. Bekanntlich werden die sehr wechselnden Gestalten der Stärkekörner direct durch ihren Bildungsmodus in oder an dem Chromatophor und die Gestalt des letzteren bedingt. Bei den Paramylonkörpern der Euglenen (im weitesten Sinne) finden wir stabförmige und ringförmige Gestalten, die unmöglich, namentlich die letzteren, mit dem von Schmitz angenommenen Bildungsmodus in Zusammenhang zu bringen sind, wie es auch Klebs richtig betont. Weniger Gewicht lege ich auf das Vorkommen von Paramylon in anscheinend chromatophorenfreien Euglenen, da eben nicht sicher ist, dass das Fehlen der Chromatophoren nicht ein blos scheinbares sei.

Bei den Rhodophyceen nimmt auch Schmitz an, dass die Florideenstärke in dem Cytoplasma entsteht und von demselben gebildet wird. „Allein ihre Bildung erfolgt“ — nach dem genannten

Beobachter — „in allen den zahlreichen Fällen, die ich näher untersuchen konnte, stets nur in der unmittelbaren Nachbarschaft der Chromatophoren . . . Wenn auch diese stärkeartigen Körner nicht im Inneren der Chromatophoren gebildet werden, so entstehen sie doch überall nur unter der Mitwirkung dieser Chromatophoren: es scheint fast, als würde von dem Chromatophor irgend eine gelöste Substanz ausgeschieden und von dem nächst angrenzenden Protoplasma aufgenommen, das nun seinerseits sofort an dieser Stelle die stärkeartigen Körner erzeugt.“ Diese constante Abhängigkeit der Bildung der Florideenstärke von den Chromatophoren muss ich in Abrede stellen; einmal entsteht dieselbe, wie ich im nächsten Abschnitt dieser Arbeit noch des Näheren zeigen werde (vgl. Taf. V, Fig. 17), bei verschiedenen Arten zuerst in directer Abhängigkeit von dem Zellkern und nicht von den Chromatophoren, sodann sieht man da, wo die Stärkebildung reichlich vor sich geht, auch in grösserer Entfernung der Chromatophoren zahlreiche Körner. Es wird eben bei der Assimilation eine Substanz ausgeschieden, welche das Protoplasma in „Stärke“ umwandelt; eine ähnliche Substanz tritt aber auch aus dem Zellkern mancher Arten in das Cytoplasma hinein und wird dort ebenfalls zu Florideenstärke verarbeitet. Diese Körnerbildung um den Zellkern beginnt in den von mir untersuchten Fällen, über welche ich nachher zurückkommen werde, bevor irgend welche Florideenstärke in Abhängigkeit von den Chromatophoren auftritt.

Diese Körper gehören also nicht in die Reihe der Produkte des Chromatoplasma, von welchen wir gesehen haben, dass sie sich constant von den Stoffen, die durch Cytoplasma und Zellkern gebildet werden, unterscheiden. Mit diesem ungleichen Verhalten der verschiedenen plasmatischen Organe der gleichen Zelle constrastirt die häufige, theilweise beinahe allgemeine, chemische Gleichheit oder doch grosse Aehnlichkeit der Erzeugnisse des Chromatoplasma bei den verschiedenartigsten Gewächsen, und Aehnliches gilt, wenn auch in geringerem Grade, von dem Nucleoplasma und Cytoplasma, mit welchen wir uns hier nicht zu beschäftigen haben. Die meisten der Substanzen, die wir als specifische Produkte des Chromatoplasma kennen lernten, haben eine weite Verbreitung; nur wenige sind auf eine enge Pflanzengruppe beschränkt.

In ähnlicher Weise verrathen die verschiedenartigen Anpassungs-

formen der Chromatophoren durch die Gleichheit oder grosse Aehnlichkeit ihrer Produkte ihre nahe Verwandschaft. Stärke, Oel, Proteïnkrystalle von ganz gleichen Eigenschaften werden in derselben Pflanze durch Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten erzeugt. Die Angabe A. Meyer's, dass die Leukoplasten von Iris sich in ihrem Chemismus wesentlich von den Chloroplasten unterscheiden, weil sie ganz verschiedene Einschlüsse besitzen, beruht, wie seine Vorstellung von der Struktur der Leukoplasten, auf Irrthümern; die fraglichen Oeleinschlüsse kommen vielmehr, wie vorher gezeigt, sowohl den Chloroplasten wie den Leukoplasten zu, und zwar in ersteren theilweise in Form grösserer Klumpen, die A. Meyer, trotz ihrer Löslichkeit in Alkohol, für Stärke gehalten, theilweise in Form feiner Körnchen, die derselbe Beobachter übersehen hat. Die gleichen Einschlüsse kommen bei Iris Pseudacorus auch den Chromoplasten der Blüthe zu. Die Chromatophoren der Iris-Arten sind dadurch eben besonders geeignet, die Aehnlichkeit im Chemismus der verschiedenen Ausbildungsformen der Chromatophoren zu illustriren, dass sie schon im jugendlichen Zustande einen Stoff erzeugen, der bei allen übrigen Pflanzen erst in alternden Chromatophoren auftritt.

Als weiteren Beleg für diese Aehnlichkeit kann man Phajus erwähnen, wo alle Chromatophoren Stärke, Proteïnkrystalle und im Alter Oeltröpfchen erzeugen, Lycaste-Arten, wo ausser den Chloro- und Leukoplasten auch die Chromoplasten Stärkekörner und Krystalle enthalten. Es giebt zwar Fälle, wo z. B. die Chloroplasten alle stärkefrei, die Leukoplasten alle stärkehaltig zu sein scheinen; bei näherem Suchen wird man aber ohne Zweifel in gewissen Zellen stärkehaltige Chloroplasten, in anderen stärkefreie Leukoplasten auffinden.

Von Schmitz wurde der jedenfalls interessante Versuch gemacht, Zellkerne und Chlorophyllkörper in nähere verwandtschaftliche Beziehung zu bringen. Er glaubte in den Verhältnissen der inneren Struktur (netzartiger Bau), in der Uebereinstimmung der Pyrenoide und Chromatineinschlüsse, in der Aehnlichkeit des Theilungsvorgangs, in dem Umstand, dass Zellkerne und Chromatophoren sich nie durch Neubildung, sondern durch Theilung vermehren, eine „weitgehende morphologische Analogie“ erblicken zu dürfen. „So

dürfte es wohl“, schreibt er, „als ein keineswegs allzu gewagtes Unternehmen erscheinen, die beiden Reihen der Zellkerne und der Chromatophoren als analoge Organe des Protoplasma aufzufassen, die nur infolge ihrer Anpassung an verschiedene biologische Aufgaben und physiologische Verrichtungen eine verschiedene Ausgestaltung im Einzelnen erfahren haben. Die gesammte vergleichende morphologische Betrachtung von Zellkernen und Chromatophoren scheint mir entschieden zu dieser Zusammenstellung hinzudrängen.“ 1)

Meine Untersuchungen haben mich in Bezug auf beinahe alle diese Punkte zu ganz anderen Resultaten, als Schmitz, geführt; die Aehnlichkeit zwischen Zellkernen und Chromatophoren beschränkt sich auf ihre Vermehrung durch Theilung, welche jedenfalls nicht genügt, sie als verschiedene Anpassungsformen desselben Organs zu betrachten. Auch spricht gegen eine solche Auffassung das vollständige Fehlen von Uebergangsformen zwischen Zellkernen und Chromatophoren; bei den einfachsten Pflanzen, wo diese Organe der Zelle auftreten, sind sie bereits ebenso scharf von einander unterschieden wie bei den Phanerogamen.

Die Chromatophoren treten vielmehr von Anfang als vollständig selbständige plasmatische Körper auf; sie verhalten sich sowohl, was ihre Reproduktion wie auch ihren Chemismus betrifft, viel eher wie eigene Organismen, denn als Theile des Plasmakörpers; sie zeigen keine Beziehung zu dem Cytoplasma oder dem Zellkern, und behalten ihre wichtigsten Eigenthümlichkeiten trotz vielerlei Metamorphosen durch die ganze Pflanzenwelt hindurch.

Im vorigen Abschnitt ist eingehender gezeigt worden, wie das Chromatophorensystem von vollständiger Gleichartigkeit bei den einfachsten Algen sich zu weitgehender Differenzirung bei den höheren Pflanzen erhebt, indem die verschiedenen Glieder desselben nicht mehr blos die eine Funktion der Assimilation, sondern noch andere Funktionen zu verrichten haben und dementsprechend modificirt sind. Auch der feinere Bau der Chromatophoren zeigt bei den höheren Pflanzen und den Algen einige Unterschiede. Der „Algentypus“ der feineren Struktur, dem als Haupteigenthümlichkeit über-

1) Chromatophoren, p. 170.

aus feine Vertheilung des Farbstoffes, als häufige aber nicht allgemeine Eigenthümlichkeit die Amylumheerde zukommen, ist noch bei einem Moos, Anthoceros, unverändert, und zwar vollständig übereinstimmend mit den Coleochaeten geblieben, und, wie wir im vorigen Abschnitte gesehen, stimmen die Chromatophoren dieses Mooses ebenfalls in Bezug auf ihre Einzahl, Grösse und Gestalt mit denen der Coleochaeten überein, an welche sich die Lebermoose phylogenetisch jedenfalls nahe anschliessen, während sie ganz und gar von den Chromatophoren der übrigen Moose abweichen, welche in Bezug auf ihren feineren Bau ebenso wie ihre Gestalt, Grösse und Mehrzahl in jeder Zelle mit denjenigen der höheren Gewächse übereinstimmen.[1])

Der Unterschied in der Vertheilung des Farbstoffs dürfte wohl in einer inneren Differenzirung, einer Arbeitstheilung innerhalb des Chromatophor bei den höheren Pflanzen zurückzuführen sein; bei den Algen würde nämlich die Farbstoffbildung in der ganzen Masse des Chromatophor, bei den höheren Gewächsen an mehr oder weniger getrennten Stellen vor sich gehen.

III.

Ueber die Lagerung der Chromatophoren in der Zelle.

Wie es schon ältere Autoren, z. B. Hofmeister, erkannten, liegen die Chromatophoren stets im Protoplasma eingebettet, von demselben rings umgeben; häufig allerdings ist die deckende Plasmaschicht sehr zart und dünn, schwer zu erkennen, so dass man sich nicht selten erst nach eingehender Untersuchung von ihrer Anwesenheit überzeugt. In allen Fällen jedoch, wo ich danach gesucht habe,

---

1) Die Anthoceroteen, Jungermannieen und Marchantieen sind wohl als drei selbständige Gruppen aufzufassen, deren gemeinsame Stammformen ausgestorben sind. Bei den Anthoceroteen blieben die Chromatophoren denjenigen der Algen gleich, während sie bei den übrigen, in bereits ausgestorbenen Uebergangsgliedern, eine tiefgreifende Veränderung erlitten.

gelang es mir, dieselbe zu sehen. Schmitz hat bei den Algen sehr viel Mühe und Sorgfalt auf diesen Punkt verwendet, indem nach mehrfachen Angaben der algologischen Litteratur, die Chromatophoren häufig an den Zellsaft oder an die Membran direkt grenzen sollten; es ist Schmitz allerdings nicht gelungen, in allen Fällen die Anwesenheit der Umhüllungsschicht sicher nachzuweisen; er glaubt aber jedoch aus der Analogie mit sicher gestellten Fällen, auf allgemeines Vorhandensein derselben schliessen zu dürfen, und ich glaube mich dieser Annahme unbedenklich anschliessen zu können.

Die Anordnung der Chromatophoren innerhalb des Cytoplasma ist ausserordentlich wechselnd; nicht nur ist sie je nach dem Pflanzentheil und dem Gewebe oft verschieden, sondern sie ist innerhalb einer und derselben Zelle in vielen Fällen tiefgreifenden Modifikationen unterworfen. Maassgebend für dieselbe sind theils innere, theils äussere Factoren.

Die Lagerung der assimilirenden Chromatophoren, dieselben mögen grün, braun oder roth sein, ist vorwiegend oder allein von äusseren Einflüssen abhängig, dagegen wird diejenige der Leukoplasten, der Chromoplasten der Blüthen und Früchte und derjenigen Chloroplasten, die vorwiegend oder allein auf Kosten schon assimilirter Stoffe Stärke erzeugen, nur von inneren Faktoren bedingt.

Nur in seltenen Fällen bleibt die Anordnung der Chromatophoren in der Zelle stets die gleiche oder ist nur ganz unbedeutenden Verschiebungen unterworfen. In der grossen Mehrzahl der Fälle erleiden die Chromatophoren Veränderungen ihrer Lage, welche unter dem Einfluss gewisser äusserer Agentien sich sehr rasch abspielen, so dass unter Umständen wenige Minuten genügen, um eine vollständige Umlagerung zu bewirken, während, wenn nur innere Ursachen in Wirkung sind, die Bewegungen meist sehr langsam vor sich gehen und durch lange Perioden gänzlichen oder beinahe gänzlichen Stillstands getrennt sind; nur sehr selten befinden sich die Chromatophoren fortwährend in Bewegung, so, wie Schmitz zeigte, bei Codium Bursa und anderen Siphoneen, sowie auch bei einigen höheren Pflanzen in Zellen mit lebhafter Plasmabewegung.

1. Einfluss innerer Factoren auf die Anordnung der Chromatophoren.

Zuweilen ist die Anordnung der Chromatophoren in der Zelle eine ganz regellose; dieses ist jedoch selten der Fall, meist zeigt sich dieselbe sehr constant und in bestimmter Beziehung zu den übrigen Bestandtheilen der Zelle.

Eine blos durch innere Ursachen hervorgerufene und beinahe ganz unveränderliche Anordnung finden wir bei einigen Algen, so in den vegetativen Zellen der Characeen und bei gewissen Desmidieen. Bei den Characeen sind bekanntlich die Chloroplasten in Längsreihen geordnet, dem äusseren ruhenden Theil des wandständigen Plasma gleichmässig eingelagert, fehlen aber an dem Indifferènzstreifen, welcher beiderseits auch nur von kleinen Körnern begrenzt ist. Durch die peripherische und gleichmässige Vertheilung des Chlorophylls ist möglichste Ausnutzung des Lichts erreicht; dass die Chlorophyllkörner am Indifferenzstreifen fehlen, ist bei der Bedeutung der Plasmabewegung für den Transport der Assimilate begreiflich.

Bei den Desmidieen, deren Chlorophyllkörper oft ebenfalls — abgesehen von etwaigen Gestaltsänderungen — ihren Platz in der Zelle nie ändern, besitzen dieselben eine symmetrische, mit der Gestalt der ganzen Zelle in Zusammenhang stehende Anordnung; in diesen Fällen zeigt sich auch in der Regel eine bestimmte Beziehung zum Zellkern, worüber Schmitz Näheres mittheilt.[1])

Viel auffallender jedoch ist diese Beziehung der Anordnung der Chromatophoren zum Zellkern bei den höheren Pflanzen, und zwar vorwiegend in denjenigen Geweben, wo Stärke auf Kosten schon assimilirter Stoffe dargestellt wird, also namentlich in jungen Pflanzentheilen und in Reservestoffbehältern.

Schon seit langer Zeit ist der Einfluss des Zellkerns auf die Lagerung der Chromatophoren resp. der Stärkekörner beobachtet und in verschiedener Weise gedeutet worden.[2]) Karl Müller vertrat 1845 die Ansicht, dass die Stärke im Zellkern entsteht, andere, wie

---

1) Chromatophoren, p. 22f.

2) Ann. d. sciences nat. Bot. IV, 7. — Trécul, ibid, Bot. IV, 10. — Hartig, Pflanzenkeim, 1858. — Vgl. ferner über die localen Beziehungen der Chromatophoren zum Zellkern meine Arbeit Botan. Zeit. 1880, Sp. 881f. — Schmitz, Chromatophoren, p. 22. — A. Meyer, Chlorophyllkorn, p. 55.

Quekett, Gris, Hartig, Trécul nahmen wenigstens für viele Fälle an, dass der Zellkern das Chlorophyll ausscheide oder die Bildung desselben doch wesentlich beeinflusse.

Dass im Zellkern weder Stärke noch Chlorophyll gebildet wird, kann jetzt als vollständig festgestellt betrachtet werden, es handelt sich in solchen Fällen stets nur um dem Zellkern dicht anliegende Chromatophoren. Dagegen ist eine lokale Beziehung der beiderlei Organe in den erwähnten Pflanzentheilen eine überaus häufige, vielleicht allgemeine Erscheinung, welche wohl geeignet sein dürfte, wie wir nachher noch sehen werden, die räthselhaften Functionen des Zellkerns aufzuklären und daher eingehenderer Untersuchungen würdig ist. Ich kann vorläufig nur Weniges zur Lösung der Frage bringen.

Nach den zahlreichen diesbezüglichen Angaben der älteren Litteratur sowie meinen eigenen Beobachtungen, zeigen sich die Chromatophoren vornehmlich, wie bereits erwähnt, in denjenigen Pflanzentheilen um den Zellkern angehäuft, wo assimilirte Stoffe in Stärke umgewandelt werden; die Erscheinung ist viel häufiger in chlorophyllfreien als in grünen Zellen, indem die Chloroplasten in der Regel vorwiegend durch äussere Einflüsse, namentlich das Licht, beherrscht wird. Jedoch zeigt sich dieselbe Beziehung zum Zellkern auch in Zellen, wo Stärke nie gebildet wird, z. B. in vielen Epidermiszellen. Wird keine Stärke gebildet oder erreichen die Stärkekörner nicht zu grosse Dimensionen, so bleiben die Chromatophoren zeitlebens um den Zellkern angehäuft; werden die Stärkekörner dagegen sehr gross, die Chromatophoren sehr gedehnt und sehr reducirt, so geht der Einfluss des Zellkerns allmälig verloren und es tritt eine ganz regellose Vertheilung ein; nach einer Angabe A. Meyer's scheinen sich die Chromatophoren in diesem Falle nach der Auflösung der Stärke wieder um den Zellkern zu lagern, so bei Orchis fusca und Adoxa moschatellina. — Ich fand die Erscheinung viel auffallender in jungen als in alten Zellen.

Aus meinen Beobachtungen an Florideen glaube ich mit Wahrscheinlichkeit annehmen zu können, dass in nicht assimilirenden Zellen der Zellkern das Material liefert, welches nachher, sei es von den Chromatophoren (grüne Pflanzen), sei es vom Cytoplasma (Florideen etc.)

weiter verarbeitet und in Stärke resp. Florideenstärke umgewandelt wird. In sehr vielen Florideen, so z. B. bei Nitophyllum laceratum (Fig. 17, Taf. V), bei Callithamnion-, Polysiphonia- und Chylocladia-Arten zeigte sich der Einfluss des Zellkerns auf die Stärkebildung in ganz unverkennbarer Weise.

Die Zellkerne sind bei den erwähnten Arten in Mehrzahl vorhanden, wandständig, inmitten der Chromatophoren gleichmässig vertheilt. Die ersten Stärkekörner, in ganz jungen Zellen, entstehen ausschliesslich rings um den Zellkern, den sie allmälig mit einer dicht schliessenden Schale umgeben, zeigen aber keine Beziehungen zu den Chromatophoren. Diese Erscheinung kann, glaube ich, am besten so erklärt werden, dass aus dem Zellkern ein Stoff ausgeschieden wird, der vom Cytoplasma in Florideenstärke umgewandelt wird. Später treten auch, offenbar in Folge des begonnenen Assimilationsprozesses, Stärkekörner um die Chromatophoren auf und zwar bleibt die Stärkebildung zuerst in der Nähe des Zellkerns reichlicher, indem sowohl vom letzteren wie von den Rhodoplaten Material ausgeschieden wird. Später tritt überall Stärke auf, während der Zellkern, allem Anscheine nach, von nun an aufhört Stoffe, die zur Stärkebildung verwendet werden können, zu liefern. Nähern wir diese Erscheinung von der Anhäufung der Chromatophoren in nicht assimilirenden, hauptsächlich jungen Zellen bei den höheren Pflanzen, so liegt der Gedanke nahe, dass die Chromatophoren in nicht assimilirenden speciell in grünen Zellen nach dem Zellkern geführt werden, um die von letzterem ausgeschiedenen Stoffe aufzunehmen und in Stärke umzuwandeln. Dass die Erscheinung auch in stärkefreien Zellen vorkommt, ist natürlich irrelevant. Eine Schale von Stärkekörnern um den Zellkern erwähnt Schmitz[1]) bereits für mehrere Florideen (Cruoria pellita, Helminthocladia purpurea, Batrachosp. moniliforme, Polyides rotundus); er scheint zur Annahme geneigt, dass sie blos durch die Bewegung des Protoplasma dorthin geführt werden, was durchaus nicht der Fall ist, anderseits fügt er hinzu: „oder sollten etwa auch rings um den Zellkern im Protoplasma Stärkekörnchen entstehen, ebenso wie solche in unmittelbarer Nachbarschaft der Chromatophoren

1) Schmitz, Chromatophoren, p. 153, Anm. 2.

erzeugt werden?“ An anderen Stellen sagt er aber, dass die Florideenstärke ausnahmslos in Beziehung zu den Chromatophoren entsteht.

Hervorzuheben ist hier, dass nach den Untersuchungen Pringsheim's [1]) die Amylumheerde der Chromatophoren von Spirogyra durch Plasmafäden mit dem Zellkern verbunden sind; vielleicht gilt Aehnliches auch von den Chlorophyllkörnern, nachdem sie sich unter dem Einfluss des Lichts auf die Zellwände vertheilt haben.

Eine merkwürdige Beziehung der Anordnung der Chromatophoren zum Zellkern habe ich in den Diaphragmenzellen einer Chylocladia gefunden, bei welcher die wenig zahlreichen Chromatophoren regelmässig radienartig um die Zellkerne geordnet (Taf. V, Fig. 16) waren.

In anderen Fällen dagegen bewirken rein innere Kräfte, dass die Chromatophoren sich an bestimmte Zellwände lagern. Die Erscheinung kommt nie bei Leukoplasten vor, sie ist bei Chloroplasten selten, bei den Chromoplasten der Blüthen dagegen ganz allgemein. Stets steht sie in deutlichem Zusammenhang mit den Eigenschaften oder den Funktionen der Chromatophoren.

Mein Vater W. P. Schimper hat beobachtet, dass in jungen Blattzellen von Moosen die Chloroplasten nicht, wie im fertigen Zustande, an den Flächenwänden, sondern an den Seitenwänden liegen, wie die Erklärung zu Fig. 4 der Taf. VI seiner Icones morphologicae atque organographicae“ zeigt: „Particula folii junioris (Mnii punctati) in quo granulorum chlorophyllaceorum formatio incipit; prima granula ad cellularum commissuras disposita vides.“ Diese Anordnung ist namentlich sehr schön bei gewissen Lebermoosen, so bei der nachher zu beschreibenden Plagiochila asplenioides und hat, ähnlich wie die Reizbewegungen, welche in fertigen Blättern ganz genau die gleiche Lagerung hervorrufen, den Zweck, das Chlorophyll gegen die hauptsächlich in jungen Organen zerstörende Wirkung des Lichtes zu schützen. Sie wird aber in diesem Falle nicht etwa durch das Licht, sondern durch innere Ursachen hervorgerufen.

In den Blüthen liegen, wie wir es im ersten Abschnitt bereits gesehen, die Chromoplasten stets hauptsächlich oder allein in der

1) Jahrb. f. wiss. Bot. XII, p. 304.

Epidermis, und besitzen, je nach dem Alter, eine andere Anordnung. Im fertigen Zustand liegen sie beinahe ausschliesslich, und zwar in gleichmässiger Vertheilung, der Innenwand an; die Aussenwand und die Seitenwand entbehren der Chromoplasten meist ganz oder beinahe ganz. In noch grünen oder farblosen Knospen besitzen die Chromatophoren eine indifferente Anordnung oder sind um den Zellkern angehäuft; in solchen Knospen dagegen, wo die Chromoplasten ihre Färbung mehr oder weniger erlangt haben, liegen dieselben ausschliesslich oder doch ganz vorwiegend den Seitenwänden an und nehmen nur kurz vor der Anthese ihre definitive Stellung an der Hinterwand an. Versuche an Hypericum haben mir gezeigt, dass diese Bewegungen sich auch bei gänzlichem Lichtabschluss abspielen, dass sie also nicht, wie die im folgenden Kapitel zu besprechenden Erscheinungen, durch das Licht angeregt werden. Der Zweck dieser Bewegungen ist leicht zu ersehen; in der fertigen Blüthe muss die Farbe möglichst zur Geltung kommen, die Chromatophoren sind demnach an den Flächenwänden gleichmässig vertheilt; da aber das Licht auf die Blüthenfarbstoffe zerstörend wirkt, wie die im vorigen Abschnitte erwähnten Versuche von Sachs zeigen, so sind dementsprechend die Chromoplasten, so lange ihre biologische Rolle noch nicht begonnen, möglichst gegen den Lichteinfluss geschützt, nämlich an den Seitenwänden gelagert, wo sie nur auf ihre ganz dünnen Seiten vom Licht getroffen werden. Höchst wahrscheinlich besteht, ähnlich wie beim Chlorophyll, die Zerstörung der Farbe in einem Oxydationsvorgang, daher liegen auch, in der fertigen Blüthe, die Chromoplasten beinahe alle der Innenwand an, und ich habe bereits in einer früheren Arbeit erwähnt, dass bei Tropaeolum aduncum die wenigen, der Aussenwand anliegenden Chromoplasten ihre Farbe zuerst modificiren. Die eben erwähnten Bewegungen kann man z. B. schön beobachten bei Hypericum, Oxalis stricta, Linum flavum, Tropaeolum, Hemerocallis fulva, Mimulus luteus u. s. f. Bemerkenswerth ist, dass, wie bereits längst bekannt, auch schon bei Chara die Chromoplasten der Antheridien nur an der Innenwand der peripherischen Zellen liegen; Profistellung haben sie aber in der Jugend nicht.

In Früchten, wo viele Zellschichten mit Chromoplasten versehen sind, habe ich derartige Bewegungen nicht beobachtet; die

Chromoplasten liegen gleichmässig im Wandplasma vertheilt, ausser jedoch in der Epidermis, wo sie meist ebenfalls nur die Innenwand einnehmen. Die Früchte sind eben mit einer viel dickeren Cuticula als die Blüthen versehen, und ihre Epidermiszellen enthalten vielfach stark lichtbrechende Stoffe oder farbigen Zellsaft, wodurch Schutz der jungen Chromoplasten gegen das Licht erreicht wird. — In dem Stengel von Neottia nidus-avis, wo die Chromoplasten als Stärkebildner fungiren, sind sie um den Zellkern angehäuft.

2. Einfluss äusserer Faktoren auf die Anordnung der Chromatophoren [1].

Die Entdeckung, dass die Chromatophoren unter dem Einfluss äusserer Agentien ihre Stellung in der Zelle ändern, wurde 1856 von J. Böhm gemacht. Derselbe fand nämlich, dass in intensivem Licht die Chlorophyllkörner der Blätter der Crassulaceen (namentlich Sedum sexangulare und dasyphyllum) sich an irgend einer Stelle der Wandung zu einem Klumpen anhäufen; dasselbe findet aber auch statt an Schnitten derselben Blätter, die sich in einem schattigen oder finsteren Raum befinden, demnach unabhängig vom Lichte; in unversehrten Blättern jedoch ist die Erscheinung an intensives Licht gebunden und wird „durch sämmtliche Sonnenstrahlen

1) Litt.: Böhm, Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 22 p. 511 und Bd. 37 p. 435. — Sachs, Ueber das abwechselnde Erbleichen und Dunkelwerden der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Ber. der math.-phys. Klasse der Kgl. sächs Ges. der Wiss., 1859, S. 226. — Ders., Experimentalphysiologie, S. 16. — Ders., Flora 1862, No. 14, S. 220. — Lüders, Bot. Zeit 1862, p. 42. — Famintzin, Die Wirkung des Lichtes und der Dunkelheit auf die Vertheilung des Chlorophylls in den Blättern von Mnium sp., Pringsh. Jahrb. Bd. VI, S. 50. — Borodin, Mélanges biologiques, Bd. VI. p. 529 u. Bd. VII, p. 50. — Frank, Flora 1868, No. 31 und Bot. Zeit. 1868, No. 48. — Ders., Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII, p. 216—303. — Ders., Bot. Zeit. 1871. — G. Kraus, Ueber die winterliche Färbung immergrüner Gewächse. Bot. Zeit. 1872, p. 588 und 1874, p. 406. — Prillieux, Comptes rendus de l'académie des sciences, Bd. LXXVIII (Sur les conditions qui déterminent les mouvements des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea canadensis und Mouvements de la chlorophylle chez les Sélaginelles) 1874. — Velten, Oesterr. bot. Zeitschr. 1876, No. 3. — de Bary und Strasburger, Acetabularia mediterranea, Bot. Zeit. 1877. — Stahl, Bot. Zeit. 1880. — Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb, Bd. XIII, Heft 4.

ohne Unterschied ihrer Wellenlänge hervorgerufen"; die Wärmestrahlen eines schwarzen geheizten Ofens waren dagegen ohne Wirkung.

Die nächsten Untersuchungen über Chlorophyllwanderung wurden mit Sorgfalt und Kritik von Famintzin an einer unbestimmten Mnium-Art angestellt. Er beobachtete eine verschiedene Stellung der Chlorophyllkörner, je nachdem das Blatt dem Tageslicht oder einer kurzen Verdunkelung ausgesetzt gewesen war; im ersteren Falle liegen die Chlorophyllkörner den freien, im zweiten den seitlichen Wänden an. Der Uebergang der Tag- in die Nachtstellung dauerte 4—5 Stunden, während die entgegengesetzte Bewegung schon wenige Minuten, nachdem die Pflanzen wieder ans Licht gebracht wurden, begann und nach etwa einer Stunde vollbracht war. Famintzin stellte ausserdem auch fest, dass die Ortsveränderung nur durch die stärkst brechbaren Strahlen bedingt wird und von der Stellung der Blätter zum Horizont ganz unabhängig ist.

Ungefähr gleichzeitig erschienen die grösseren Arbeiten von Borodin und Frank. Ich will die Ansichten des letzteren zuerst besprechen, weil sie etwas weniger den jetzt herrschenden Anschauungen entsprechen als diejenigen Borodin's, dessen Ergebnisse Stahl in seiner grundlegenden Arbeit zum grössten Theil bestätigte und erweiterte.

Frank unterscheidet zwei Arten der Vertheilung der Chlorophyllkörner, die je nach Umständen mit einander vertauscht werden. Entweder nämlich liegen dieselben an den freien Zellwänden, d. h. an solchen, die nach aussen liegen oder an Intercellularräume grenzen, oder sie befinden sich an den Grenzwänden zwischen benachbarten Zellen. Der erste Vertheilungstypus wird von Frank als Epistrophe, der zweite als Apostrophe bezeichnet. Ueber die Bedeutung und das Zustandekommen dieser beiden Modi der Vertheilung drückt sich Frank folgendermaassen aus: „Beide Erscheinungen sind Symptome gewisser Zustände des Protoplasmas, welche nachgewiesenermaassen sowohl innere als äussere Ursachen haben können. Zunächst wechseln diese Zustände auch unter gleichen äusseren Verhältnissen normal in bestimmten Lebensstadien der Zelle. Aus einer zur Jugendzeit herrschenden, im Allgemeinen indifferenten Vertheilung des chlorophyllbergenden Protoplasma stellt

sich allmälig die Epistrophe her, welche während der Dauer der Entwickelungshöhe der Zelle sich erhält. Geht letztere in die Senescenz über, so schwindet jene unüberwindlich und die Apostrophe tritt an ihre Stelle.

„Es giebt ferner gewisse äussere Einflüsse, welche die Apostrophe auch zu jeder anderen Zeit bewirken können. Und darum hat denn auch die Epistrophe ihre bestimmten äusseren Bedingungen, die eben die gegentheiligen von jenen sind. Dagegen ist die normal zur Alterszeit eintretende Apostrophe durch äussere Einflüsse nicht irritabel.

„Die äusseren Einflüsse, welche die Apostrophe herbeiführen, sind specifisch sehr verschieden, doch stimmen sie alle darin überein, dass sie bei irgend dauerndem Bestande dem Pflanzenleben überhaupt ungünstig sich erweisen. Trennung der Zelle vom Hauptkörper der Pflanze, Entziehung des Lichtes, Ueberschreitung der gewöhnlichen vitalen Temperaturgrenzen, Verminderung des Wassergehalts unter ein gewisses Minimum, Entziehung des respirablen Sauerstoffs sind alles Zustände, welche nicht als normale gelten können.

„Nach alledem scheint es, als sei die Epistrophe der Ausdruck eines völlig normalen, kräftigen Lebenszustandes, eines, wenn der Ausdruck erlaubt ist, ungetrübten Wohlbefindens; die Apostrophe dagegen der Ausdruck einer geminderten Lebensenergie, eines Schwächezustandes, einer Erschlaffung. Ein solcher Schwächezustand kann durch jene ungünstigen Vegetationsbedingungen herbeigeführt werden, und so lange noch keine inneren Bedingungen für denselben gegeben sind, kann er wieder vernichtet werden, sobald jene äusseren Umstände sich ändern. Ist aber die Zelle in die Senescenz eingetreten, so haben sich innere Bewegungen für jene Erschlaffung eingefunden, die dadurch zu einer wirklichen Altersschwäche geworden ist, und darum können auch die Optima der Vegetationsbedingungen den eingetretenen Zustand nicht mehr rückgängig machen."

Ausser der eben resumirten in diesen Jahrbüchern erschienenen grösseren Arbeit, veröffentlichte Frank in der Botanischen Zeitung (1871) eine Abhandlung über Lichtwirkungen anderer Art, über welche ich im Zusammenhang mit der Stahl'schen Arbeit nachher zurückkommen werde.

Die Arbeiten Borodin's sind allerdings früheren Datums als diejenigen Frank's, es war aber von Interesse, dieselben in Zusammenhang mit der Abhandlung von Stahl zu besprechen, da letzterer sich ebenfalls nur mit den Lichtwirkungen beschäftigt hat und in vielen Hauptpunkten mit Borodin übereinstimmt. In seiner ersten Arbeit weist Borodin nach, dass die von Famintzin nachgewiesene Stellungsänderung der Chlorophyllkörner bei der Verdunkelung eine bei Kryptogamen häufige Erscheinung ist; in dem zweiten, längeren und wichtigeren Aufsatz untersucht der Verfasser auch namentlich den Einfluss der Lichtintensität auf die Anordnung der Chlorophyllkörner und dehnt diesmal seine Versuche auch auf phanerogamische Pflanzen aus, und zwar namentlich auf Wassergewächse, die sich in Folge ihrer Durchsichtigkeit ohne Verletzung direct untersucht lassen, wie Lemna trisulca, Callitriche, Ceratophyllum, jedoch auch auf landbewohnende Pflanzen, deren Blätter durch Injection mit Wasser durchsichtig gemacht wurden (Stellaria media). Bei manchen, aber nicht allen diesen Pflanzen fand er ebenso wie bei den Moosen und den Farnprothallien einen scharfen Gegensatz zwischen Tag- und Nachtstellung, bei allen eine verschiedene Anordnung in diffusem und intensivem Lichte; letzteres ruft nämlich, ganz ebenso wie Verdunkelung, eine Ansammlung von Chlorophyllkörnern an den Seitenwänden hervor. Directes Sonnenlicht und vollständige Dunkelheit führen also merkwürdigerweise ganz zu demselben Resultate.

Die dritte und letzte der grösseren Arbeiten über diesen Gegenstand ist die schon erwähnte und wohl bekannte Abhandlung Stahl's, welche Dank der Klarheit und Präcision der Darstellung, der scharfen Begrenzung des Thema und trefflichen Auswahl der Beispiele, als grundlegend betrachtet wird, und zwar mit vollem Recht, obgleich, wie ich es nachher zeigen werde, sie mir etwas einseitig zu sein scheint.

Frank hatte schon 1871 die wichtige Beobachtung veröffentlicht, dass in verschiedenen Pflanzen eine bestimmte Beziehung zwischen der Anordnung der Chlorophyllkörner und der Richtung des einfallenden Lichtes deutlich zum Vorschein kommt; er beobachtete nämlich in den Zellen der submersen Blätter von Sagittaria sagittaefolia und in Farnprothallien, dass die bei ringsum gleich-

mässiger Beleuchtung gleichmässig auf den der Oberfläche parallelen Wänden geordneten Chlorophyllkörner, bei einseitiger Beleuchtung ihre Lage verändern und zwei Streifen bilden, von welchen der an der oberen Wand befindliche den der Lichtquelle zugekehrten, der der unteren Wand dagegen den diagonal entgegengesetzten, also von der Lichtquelle abgekehrten Rand der Zelle einnimmt. Frank verglich diese Erscheinung mit Recht mit der Bewegung der Schwärmsporen, die zu damaliger Zeit übrigens nur sehr ungenau bekannt war, gab jedoch eine unrichtige Erklärung: „. . . Es folgt daraus nicht, dass etwa die Chlorophyllkörner der Unterwand das Licht fliehen, sondern ich glaube, dass sich die Sache folgendermaassen sehr naturgemäss aufklärt. Stellt man sich eine horizontal stehend tafelförmige Zelle vor, welche durchleuchtet wird von Lichtstrahlen, die durch die Oberwand in sehr schiefer Richtung hereinkommen, und nimmt man ferner an, dass an der Oberwand die in sehr grosser Anzahl vorhandenen Chlorophyllkörner ausschliesslich an dem lichtwärts liegenden Rande dicht gedrängt versammelt sind, so werden diese ihren Schatten unter sich werfen und also die Beleuchtung an dem unter ihnen liegenden Rande der Unterwand limitiren. Dagegen wird die letztere an dem entgegengesetzten Rande, über welchem ja nun eben keine schattenwerfenden Chlorophyllkörner mehr sitzen, ein intensiveres Licht empfangen. Und wenn wir daher die grünen Körner der Unterwand nach dieser letzteren Seite hin sich bewegen sehen, so würden auch sie dem allgemeinen Gesetze, sich nach dem intensiveren Lichte hin zu bewegen, gehorchen.“ [1])

Bereits von Velten[2]) wurde diese Erklärung zurückgewiesen und gezeigt, dass die untere Anhäufung sich gerade im Schatten der oberen befinde.

Sehr gründlich wurden in seiner wichtigen Arbeit diese von der Richtung des Lichts abhängigen Bewegungen von Stahl studirt. Die Untersuchung der Bewegung der Schwärmsporen hatte ihn, gleichzeitig mit Strasburger, zu der Entdeckung geführt, dass diese nur in der Richtung der Lichtstrahlen vor sich geht, und die vorliegenden Beobachtungen Frank's machten es ihm von vorn-

1) l. c. Sp. 213.
2) Oesterr. bot. Zeitschr. 1876, No. 3.

herein wahrscheinlich, dass auch für die Bewegung der Chlorophyllkörner die Richtung der Lichtstrahlen maassgebend sein würde. Die Untersuchung gewisser Fadenalgen, namentlich Mesocarpus und Vaucheria, zeigten Stahl das Vorhandensein einer solchen Abhängigkeit in deutlichster Weise; besonders schön ist sie bei Mesocarpus, wo bekanntlich der Chlorophyllkörper ein axiles, die Zelle der ganzen Länge nach durchziehendes Band darstellt; in diffusem Licht fand er die Ebene des Bandes senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen, im directen Sonnenlicht dagegen derselben parallel. Aehnliches wurde bei Vaucheria beobachtet, wo die kleinen Chlorophyllkörner in zwei Längsstreifen geordnet sind, die je nach grösserer oder geringerer Lichtintensität, ganz ähnlich wie bei Mesocarpus, sich entweder parallel oder senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes stellen. Ganz ähnliche Erscheinungen, wie bei Mesocarpus und Vaucheria, kommen nun nach Stahl auch bei den höheren Pflanzen vor; hier auch wechselt, wie es Borodin bereits erkannt hatte, die Stellung des Chlorophyllapparats je nach der Lichtintensität, und zwar ist Stahl's Meinung nach wiederum allein die Richtung der Lichtstrahlen für diesen Wechsel maassgebend; bei den höheren Kryptogamen und den Phanerogamen liegt die breite Fläche der Chlorophyllkörner stets senkrecht zur Strahlenrichtung in diffusem Licht, parallel derselben im directen Sonnenlicht. Es waren auf diese Weise sämmtliche durch das Licht bedingte Bewegungen der Chlorophyllkörner durch Stahl unter einen Gesichtspunkt gebracht worden. Durch die Untersuchungen Famintzin's, Borodin's und Frank's waren allerdings Bewegungen aufgedeckt worden, die, obgleich Lichtwirkungen, doch nicht auf die Richtung der Lichtstrahlen zurückgeführt werden konnten, nämlich diejenigen, durch welche die sogenannte Nachtstellung hervorgebracht wird und welche mit den Wirkungen sehr intensiven Lichts mindestens grosse Aehnlichkeit besitzen. Stahl versucht sich damit zu helfen, dass er annimmt, die durch intensives Licht und die durch Lichtentziehung hervorgerufenen Anordnungen des Chlorophyllapparats seien nur scheinbar identisch und übrigens manchmal leicht unterscheidbar, indem bei der Nachtstellung (Apostrophe) die der Stammoberfläche parallelen, inneren Wände mit Chlorophyllkörnern besetzt bleiben (Lemna trisulca), während intensives Licht stets vollständige Profil-

stellung hervorrufe. Die durch Beleuchtung ausgelösten Körnerbewegungen seien „von der Richtung des Strahlenganges abhängig; bei der eher pathologischen Erscheinung der Apostrophe sind dagegen lediglich die anatomischen Verhältnisse für die Umlagerung von maassgebendem Einfluss."

Die Flächenstellung und Profilstellung sind also nach Stahl, unter normalen Vegetationsbedingungen, ausschliesslich Wirkungen der Lichtrichtung, ähnlich wie die heliotropischen Bewegungen. Meine Untersuchungen haben mir dagegen gezeigt, dass wir es mit viel complicirteren Erscheinungen zu thun haben, in welchen wenigstens zwei Bewegungsursachen wohl auseinander zu halten sind.

Stahl ist von der Untersuchung der einfachsten Pflanzen ausgegangen und meint, dass er dadurch in den Stand gesetzt worden ist, die Erscheinungen unter einen allgemeinen Gesichtspunkt zu bringen; gewiss hat er die uns beschäftigende Frage wesentlich gefördert, ich glaube jedoch, dass der Umstand gerade, dass er niedere Pflanzen als Ausgangspunkt genommen und vorwiegend untersucht hat, ihn zu einer etwas einseitigen Auffassung der Vorgänge brachte. Man kann, wie meine Beobachtungen mir zeigten, ebenso wenig aus den Erscheinungen der Chlorophyllbewegungen unter dem Einfluss des Lichts in einem Vaucheria-Schlauch die complicirten Vorgänge in dem Blatt einer höheren Pflanze ableiten, als aus den heliotropischen Krümmungen dieser selben Vaucheria die mannigfachen Lichtbewegungen des Blattgelenks etwa von Oxalis oder Mimosa. Dass der Chlorophyllapparat der Zellen höherer Pflanzen Eigenschaften besitzt, die demjenigen der Vaucheria nicht zukommen, zeigt schon der Umstand, dass er in ganz ähnlicher Weise wie gegen Licht auch gegen die verschiedensten anderen Reize reagirt, dass beinahe sämmtliche Bewegungen in deutlichem Zusammenhang mit der bilateralen, überhaupt der anatomischen Struktur der Zelle stehen, dass also Einflüsse ins Spiel kommen, welche bei der radiär gebauten Vaucheria wie überhaupt bei radiären Organen nicht denkbar sind, und deren Bedeutung wie nähere Untersuchung zeigt, meist eine ganz maassgebende ist. Dieser Einfluss der anatomischen Verhältnisse wird zwar von Stahl zugegeben, soll aber nur für die nach seiner Ansicht mehr pathologische Erscheinung der Apostrophe maassgebend

sein, für die durch das Licht hervorgerufene Flächen- und Profilstellung dagegen gar nicht in Betracht kommen; diese sollen vielmehr ausschliesslich auf die Lichtrichtung zurückzuführen sein. Durch meine Beobachtungen finde ich mich dagegen zum Schluss geführt, dass die Lichtbewegungen der Chlorophyllkörner gleichzeitig auf zwei verschiedene Bewegungsursachen zurückzuführen sind, die allerdings unter gewöhnlichen Umständen im gleichen Sinne wirken, nichts destoweniger eben so scharf von einander zu trennen sind wie die ganz verschiedenen Ursachen der paratonischen und heliotropischen Krümmungen, die bekanntlich ebenfalls, bis zu den Untersuchungen von Sachs und Pfeffer, meist nicht auseinander gehalten wurden. Ganz Aehnliches wie von reizbaren Blattgelenken gilt auch von den Chromatophoren: Auch auf diese vermag das Licht in doppeltem Sinne zu wirken, einerseits Bewegungen hervorzurufen, die, ähnlich wie die paratonischen, ganz ohne Beziehung zur Richtung des Lichteinfalls stehen und von der Struktur des Organs abhängig sind, andererseits solche, die wie die heliotropischen durch die Lichtrichtung allein bedingt werden. Diese letzteren Bewegungen mögen phototaktische, die ersteren phototonische genannt werden. Radiär gebauten Plasmakörpern, den Vaucherien z. B., kommt meist nur die letztere Art der Chlorophyllbewegung zu.

Ich schliesse mich in Bezug auf die Fadenalgen beinahe unbedingt den Ansichten Stahl's an; dass die Verschiebungen der Chlorophyllplatte bei Mesocarpus, der Chlorophyllkörnerstreifen bei Vaucheria allein von der Richtung der Lichtstrahlen abhängig sind, kann keinem Zweifel unterliegen.

Bei den Bewegungen des Chlorophyllapparats bilateraler und dorsiventraler Zellen haben wir es dagegen mit viel complicirteren Vorgängen zu thun, welche sich, wie vorher schon erwähnt, zu denjenigen bei den Fadenalgen, einigermaassen ähnlich verhalten wie die mannigfachen Krümmungen des Blattgelenks einer Oxalis zu den einfachen heliotropischen Bewegungen einer Fadenalge; hier nämlich können gleichzeitig phototonische Bewegungeu, also Reizbewegungen, die durch die Schwankung der Lichtintensität hervorgerufen, ohne Beziehung zu der Richtung der Strahlen stehen,

andererseits phototaktische Bewegungen, also Wirkungen der Lichtrichtung, stattfinden. Mit den phototonischen vollständig übereinstimmende Bewegungen werden auch durch die verschiedensten anderen Reizursachen ausgelöst und dieselben unterscheiden sich schon dadurch wesentlich von den phototaktischen, die allein von dem richtenden Einfluss der Lichtstrahlen abhängig sind. Eine Verwechselung der beiden Bewegungsarten ist übrigens in gewissen Fällen ganz ausgeschlossen.

Letzteres ist u. a. in eclatanter Weise bei gewissen Seediatomeen der Fall, welche uns gleichzeitig auch zeigen, dass von der Lichtrichtung unabhängige Bewegungen der Chromatophoren schon bei sehr einfachen Organismen vorkommen.

Rhipidophora elongata. Striatella unipunctata.

Diese beiden Diatomeen, obgleich von einander sehr verschieden, verhalten sich Reizen gegenüber doch sehr ähnlich.

Bei Rhipidophora liegen im zerstreuten Licht, unter gewöhnlichen Umständen, die stäbchenförmigen Chromatophoren dem Wandplasma ungefähr gleichmässig eingelagert. Wird die Pflanze kurze Zeit stärkerer Beleuchtung ausgesetzt — ich benutzte dazu ein von weissem Papier umgebenes Glas, das directem Sonnenlicht ausgesetzt wurde — so verlassen die Chromatophoren sofort ihre Stellung und häufen sich zu einem Klumpen um den Zellkern herum. Gleichzeitig werden sie etwas kürzer und entsprechend dicker. (Taf. V, Fig. 7—8.)

Ganz die gleiche Erscheinung tritt auch ein, wenn wir die Rhipidophora anstatt intensivem Licht vollständiger Dunkelheit aussetzen. Da ist allerdings die Wirkung eine viel langsamere; genau kann ich die dazu nöthige Zeit nicht angeben. Nach dreitägiger Verdunkelung fand ich beinahe überall die ebenfalls dicker und kürzer gewordenen Chromatophoren um den Zellkern angehäuft.

Ganz die gleiche Erscheinung endlich wird auch durch blosse Erschütterung, z. B. durch unsanftes, wiederholtes Verschieben des Deckglases, hervorgerufen. Da sieht man ebenfalls, nach etwa einer halben bis einer ganzen Minute oder mehr, die Chromatophoren ihren Platz verändern und sich um den Kern anhäufen. Wie in den vorigen Fällen ist mit der Lagenänderung ebenfalls Ver-

kürzung und Dickenzunahme verbunden. Die durch Erschütterung hervorgerufene Bewegung der Chromatophoren tritt nicht bei allen Individuen gleich leicht ein; bei einigen genügt das blosse Uebertragen auf den Objectträger, bei anderen ist ein stärkerer Reiz nothwendig.

Die Chromatophoren von Striatella unipunctata (Fig. 5—6, Taf. V) sind zierlich kammförmig, in Zwei- oder Dreizahl um den Kern geordnet; ihre zarten und spitzen Fortsätze reichen bis zum wandständigen Plasmasack.

Unter dem Einflusse intensiven Lichts (durch weisses Papier gedämpftes directes Sonnenlicht) rücken die Chromatophoren dem Kern noch näher und gleichzeitig verdicken sich die langen und dünnen Strahlen zu dicken, finger- oder wurstförmigen Fortsätzen, die durch überaus zarte Plasmafäden mit dem wandständigen Schlauch verbunden bleiben.

Ganz die gleiche Wirkung, wie intensives Licht, hat, ähnlich wie bei Rhipidophora, auch Lichtentziehung, und zwar genügt dazu achtstündiges Verweilen im Dunkeln, bei sehr reizbaren Individuen wohl weniger.

Identisch mit der Wirkung intensiver Beleuchtung und Verdunkelung ist auch diejenige einer schon schwachen Erschütterung; Striatella ist einer solchen gegenüber noch wesentlich empfindlicher als Rhipidophora.

Sowohl bei Rhipidophora wie bei Striatella wird nach Aufheben der Reizursache die frühere Anordnung bald wieder hergestellt. Ob noch andere äussere Agentien, z. B. Temperaturschwankungen, chemische Einflüsse, ähnliche Wirkungen hervorbringen, bleibt noch zu untersuchen.

Die durch Erschütterung bewirkten Bewegungen der Chromatophoren von Rhipidophora und Striatella sind von Lüders entdeckt worden, Nach Schmitz rücken „bei Triceratium, Amphitetras, Biddulphia und zahlreichen anderen marinen Bacillariaceen die kleinen, wandständigen, scheibenförmigen Chromatophoren in Folge mechanischer Eingriffe in das Zellenleben, z. B. das Uebertragen der Zellen auf den Objectträger, auf den radial verlaufenden Protoplasmasträngen nach der Zellmitte hin und häufen sich rings um den Zellkern an.“

In den eben beschriebenen Fällen kann von einer Beziehung zur Richtung der Lichtstrahlen gar nicht die Rede sein; die Bewegung ist vielmehr, wenn sie durch intensives Licht hervorgerufen wird, eine durch Lichtschwankung bedingte Reizerscheinung und ganz die gleiche Bewegung wird, wie gesagt, auch noch durch Reize ganz anderer Art ausgelöst. Wir haben es mit einer dieser, von Johannes Müller zuerst erkannten specifischen Reizenergien zu thun, deren Bedeutung für das Zustandekommen pflanzlicher Reizerscheinungen durch Sachs nachgewiesen wurde.[1]) Aehnlich wie der Sehnerv oder Gehörnerv auf die mannigfachsten Erregungen mit Licht- resp. Schallempfindung antwortet, ähnlich wie eine Ranke durch die verschiedensten Agentien zu ganz derselben Krümmung veranlasst wird, so lösen auch in den eben beschriebenen Diatomeen die mannigfaltigsten Reize die gleiche Bewegung aus.

In der grossen Mehrzahl der Fälle jedoch sind die Erscheinungen dadurch wesentlich complicirter, dass je nach der Stärke des Reizes die Bewegung eine andere wird und dass Wirkungen der Lichtrichtung, also einer ganz anderen Reizursache, mit ins Spiel kommen können. Sehen wir zunächst von den letzteren ab, so können wir als beinahe allgemein den Satz aufstellen, dass starke Reize irgend welcher Art eine Ansammlung der Chlorophyllkörner zu einem oder zwei Klumpen, ebenso wie bei den Diatomeen, schwächere Reize dagegen eine ganz andere Bewegung hervorrufen. Im letzteren Falle nämlich verlassen die Chlorophyllkörner die von ihnen bisher eingenommenen Zellwände und begeben sich auf solche, wo Chlorophyllkörner vorher vollständig fehlten. Die Erscheinung, um welche es sich handelt, kommt nur in zu Geweben verbundenen Zellen mit ausgesprochenem bilateralen Bau vor. Unter gewöhnlichen Umständen liegen die Chlorophyllkörner auf einer oder auf beiden der Oberfläche des Organs parallelen Wänden, während die Seitenwände derselben entbehren; ich will für diese Anordnung die von Frank herrührende Bezeichnung Epistrophe behalten. Bei einem nicht zu starken Reize werden die Flächenwände

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, S. 734.

verlassen, die Chlorophyllkörper begeben sich auf die Seitenwände; diese zweite Stellung mag mit dem Frank'schen Namen Apostrophe bezeichnet werden. Die vorher erwähnte bei sehr starken Reizen eintretende Anhäufung zu Klumpen will ich Systrophe[1]) nennen; sie wurde von Frank als eine besonders ausgesprochene Apostrophe betrachtet, indem er bereits erkannte, dass sie einem stärkeren Reiz entspricht als die Apostrophe. Frank's Definition der Epistrophe und Apostrophe weicht allerdings von der eben gegebenen ab. Die von demselben in den Vordergrund gestellten Beziehungen der Anordnung der Chlorophyllkörner zu der Peripherie des Organs resp. zu den Intercellularräumen sind, wie schon Stahl zeigte, viel weniger wesentlich, als er es annahm, und wirken nur modificirend mit, worüber ich nachher zurückzukommen haben werde. In der Mehrzahl der Fälle jedoch decken sich die Frank'sche und meine Definition vollständig und nur die Deutung der Erscheinung ist bei ihm und mir eine andere. Es schien mir aus diesem Grunde rathsam, die von Frank in seiner verdienstvollen Arbeit vorgeschlagenen Namen aufrecht zu halten, indem ich glaube, dass dadurch weniger Verwirrung als durch eine ganz neue Terminologie geschaffen wird.

Durch die verschiedensten Reizursachen wird die Epistrophe in die Apostrophe und die Systrophe übergeführt. Lichtschwankungen, Temperaturschwankungen, Wasserentziehung, Trennung der Zellen vom Körper, chemische Einflüsse lösen ganz genau die gleichen Bewegungen aus, und zwar wird je nach Stärke des Reizes entweder die Apostrophe oder die Systrophe hergestellt. Theilweise finden diese Veränderungen der Lage der Chlorophyllkörner unter normalen Umständen regelmässig statt, sind also keineswegs pathologische Zustände, wie Stahl es annehmen zu können glaubt.

Als Reizursache kann u. a. Zunahme der Lichtintensität über eine gewisse Grenze die Lagenänderung des Chlorophyllapparats bedingen und diese durch Lichtreize ausgelösten Bewegungen sind für uns zunächst von Wichtigkeit, indem sie den Gegenstand der

1) Von συστροφή, Vereinigung.

Arbeit Stahl's bilden und von ihm eine Deutung erfahren haben, welcher ich mich, wie schon erwähnt, nur z. Th. anschliessen kann.

Bei sehr starkem Licht wird in der Regel die Systrophe hergestellt. Dieselbe ist ausschliesslich eine Wirkung der Lichtschwankung, eine phototonische Erscheinung, und hat mit der Lichtrichtung nichts zu thun. Die Annahme Stahl's, dass die von ihm ebenfalls näher beschriebene Anhäufung zu Klumpen bloss ein Specialfall der Profilstellung sei, hat sich, wie nachher gezeigt werden soll, nicht bewährt. Irgend welche Beziehung zwischen der Lage der Chlorophyllkörner in der Systrophe und der Richtung des einfallenden Lichtes ist nicht vorhanden.

Meist nur bei schwächerer Lichtensität macht sich der richtende Einfluss der Lichtstrahlen geltend und dann wird die Erscheinung auch entsprechend complicirter. Bei einer bestimmten, aber je nach der Pflanzenart sehr verschiedenen Lichtintensität verlassen die Chlorophyllkörner die der Oberfläche des Organs parallelen Wände und begeben sich auf die seitlichen; nach Stahl ist dabei nur eine Bewegungsursache im Spiel, die in der Richtung der Lichtstrahlen liegt, welcher nämlich die Chlorophyllkörner bei starker Beleuchtung sich mit ihren breiten Seiten parallel zu stellen streben. Stahl will seine Annahme dadurch beweisen, dass er durch interessante Versuche zeigt, dass Veränderungen in der Richtung des Lichteinfalls entsprechende Veränderungen in der Lage der Chlorophyllkörner hervorrufen, und dass dabei die anatomischen Verhältnisse sich gar nicht geltend machen. Dadurch ist aber nicht erwiesen, dass nicht ausser der Lichtrichtung noch eine andere, unter normalen Umständen in gleichem Sinne und zwar meist schwächer wirkende Bewegungsursache mit im Spiele sei, nämlich die Lichtschwankung, ganz abgesehen von der Richtung der Strahlen, und ich muss in der That, wie vorher schon erwähnt, aus meinen Beobachtungen den Schluss ziehen, dass die Bewegung der Chlorophyllkörner von den Flächenwänden auf die Seitenwände auf zwei verschiedene, allerdings unter gewöhnlichen Umständen gleichsinnig wirkenden Lichtwirkungen beruht; einerseits nämlich streben die Chlorophyllkörner ihre breite Seite der Richtung der Lichtstrahlen parallel zu stellen (phototaktische Bewegung), andererseits, ähnlich wie unter dem Einfluss anderer Reizursachen, sich auf die Seiten-

wände der Zelle zu begeben (phototonische Bewegung). Für die erste Bewegung ist die Lichtrichtung, für die zweite die Struktur der Zelle maassgebend.

Beide Bewegungsursachen wirken unter gewöhnlichen Umständen in gleichem Sinne; dieselben liessen sich aber trennen, die Frage ist einer experimentellen Beantwortung fähig. Ebenso wie man heliotropische Krümmungen verhindern kann, könnte man auch die Wirkungen des Lichtes auf die Chlorophyllkörner bei gänzlichem Ausschluss eines richtenden Einflusses der Lichtstrahlen, nämlich bei fortwährend wechselnder Richtung der letzteren, untersuchen. Nach der Theorie Stahl's müssten unter diesen Umständen die Chlorophyllkörner bei jeder Lichtintensität ihre Lage unverändert behalten oder sich allmälig regellos im Plasma vertheilen; nach meiner Ueberzeugung dagegen werden sie ganz die gleichen Bewegungen ausführen, wenn auch vielleicht langsamer, wie unter gewöhnlichen Umständen, also sich bei zunehmender Lichtintensität auf die Seitenwände begeben, um bei noch stärkerer Beleuchtung die von der Lichtrichtung überhaupt gar nicht beeinflusste systrophische Stellung einzunehmen.

Die Gründe, welche die Profilstellung als eine doppelte Lichtwirkung aufzufassen zwingen, sind nämlich folgende:

1. Sehr intensives Licht löst, wie wir es gesehen, ganz genau die gleiche Bewegung aus, wie andere stark wirkende Reizursachen. In allen Fällen ballen sich die Chlorophyllkörner zu je einem oder zwei Klumpen, die oft bestimmte Beziehungen zu einander und zu anderen Theilen der Zelle zeigen, welche stets die gleichen sind, welche die Ursache der Reize auch sein möge. Dass die unter dem Einfluss starker Beleuchtung, Verdunkelung oder Erschütterung hervorgerufene Systrophe bei den vorher beschriebenen Diatomeen überall auf der gleichen molekularen Umlagerung beruhe, kann wohl nach dem Vorhergesagten keinem Zweifel unterliegen und das Gleiche gilt auch von der Systrophe bei anderen Gewächsen. Wir haben es mit „specifischer Reizenergie“ im Sinne J. Müller's zu thun. Schwächere Reize nun rufen ebenfalls überall die gleiche Veränderung in der Lage der Chlorophyllkörner hervor. Die Reizursache möge in Verdunkelung, Erkaltung, Trennung der Zellen vom Körper u. s. f. oder in nicht zu starker Beleuchtung beruhen, überall bewegen sich die Chlorophyllkörner von

den der Oberfläche des Organs parallelen auf die Seitenwände, und zwar derart, dass in peripherisch gelegenen Zellen die Aussenwand früher als die Innenwand verlassen wird, und überhaupt direct nach aussen oder an grosse Intercellularräume oder auch an ungleichwerthige Zellen grenzende Wände, auch wenn sie Seitenwände sind, von den Chlorophyllkörnern vermieden werden. Die Erscheinung ist, wie gesagt, stets wesentlich die gleiche, welche die Ursache des Reizes auch sein mag; der einzige Unterschied ist, dass die Umlagerung bald eine raschere, bald eine weniger rasche, bald mehr, bald weniger vollständig ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesem Fall, ebenso wie bei der Systrophe, stets mit der Auslösung der gleichen Bewegung zu thun haben, dass eine starke, aber für die Herstellung der Systrophe nicht hinreichende Zunahme der Lichtintensität, nur eine der zahlreichen Reizursachen ist, welche die Epistrophe in Apostrophe überzuführen vermögen. Hohe Lichtintensität vermag, in anderen Worten, die gleiche Bewegung, wie Verdunkelung, Erkaltung und andere Reizursachen auszulösen, andererseits aber phototaktische Bewegungen hervorzurufen, die auf ganz verschiedenen Vorgängen beruhen, wenn sie auch gewöhnlich in gleichem Sinne wie die phototonischen wirken.

2. Die hier vertretene Ansicht wird ferner dadurch unterstützt, dass in deutlichster Weise sowohl bei der durch intensives Licht, wie bei der durch andere Reize hervorgerufenen Bewegung nach den Seitenwänden, ein Einfluss der Zellstruktur sich geltend macht, an welchem man sofort die Wirkung anderer Faktoren als der Lichtrichtung erkennt.

Hervorzuheben ist, dass Frank bereits ebenfalls eine doppelte Lichtwirkung annimmt, eine richtende und eine „lediglich erregende“ unter welcher „ganz unabhängig von der jeweiligen Richtung der Lichtstrahlen die Chlorophyllkörner an morphologisch bestimmten Zellwänden“ sich sammeln.

Bis jetzt habe ich nur die Apostrophe und die Systrophe erwähnt; es wird sich noch fragen, wie es sich mit der unter gewöhnlichen Umständen meist vorhandenen Lagerung der Chlorophyllkörner an den Flächenwänden, d. h. den der Peripherie des Organs parallel gelegenen Zellwänden, verhält. Ich glaube aus verschiedenen Gründen

annehmen zu dürfen, dass auch diese Stellung nicht allein von einem richtenden Einfluss der Lichtstrahlen, sondern auch, in ähnlicher Weise wie die Apostrophe, schon von der Zellstruktur bedingt wird. Unter Umständen hatte nämlich Frank auch in vollständiger Dunkelheit die Epistrophe auftreten sehen und ich habe ähnliche Beobachtungen ebenfalls gemacht, sodann liegen die Chlorophyllkörner nicht selten in Profilstellung an den Flächenwänden (Vallisneria). Dementsprechend unterscheide ich zwischen Epistrophe und Flächenstellung, welche beide unter gewöhnlichen Umständen zwar meist völlig coincidiren, aber jedoch unter Umständen unabhängig von einander auftreten können.

Die eben aufgestellten Ansichten sollen jetzt an einigen Beispielen näher begründet und erläutert werden.

Vallisneria spiralis. Elodea canadensis.

Die Bewegungen der Chlorophyllkörner sind bei Vallisneria und Elodea sehr ähnlich, so dass, um Wiederholungen zu vermeiden, beide Pflanzen zusammen behandelt werden sollen.

Das Blatt von Elodea besteht bekanntlich mit Ausnahme des Nerven, nur aus zwei Zellschichten, deren obere aus breiten, die untere aus schmalen Elementen zusammengesetzt ist. Das Blatt von Vallisneria ist mehrschichtig; aber nur die Epidermis desselben soll, der Einfachheit halber, hier in Betracht kommen.

Dieselbe besteht aus unregelmässig eckigen, ungefähr isodiametrischen Zellen, die nach unten von einer dichtschliessenden Parenchymlage begrenzt sind. Bei beiden Arten sind die Epidermiszellen reich an grossen scheibenförmigen Chlorophyllkörnern, die in schwachem Lichte, etwa im Zimmer, bei einiger Entfernung des Fensters, beinahe sämmtlich der Aussenwand anliegen, und zwar, bei Vallisneria, zum Theil mit ihrer schmalen Kante. Die Bevorzugung der oberflächlichen Zellwände sowie derjenigen, die an grosse Intellularräume grenzen, ist bei günstigen Beleuchtungsverhältnissen eine, wie es Frank bereits angiebt, allgemeine Erscheinung.

Vallisneria und Elodea sind als untergetauchte Wasserpflanzen auf schwache Lichtintensität gestimmt.

Werden Pflanzen mit der eben beschriebenen Stellung ihrer

Chlorophyllkörner einer stärkeren Beleuchtung ausgesetzt, so stellen sich Veränderungen in der Lage der letzteren, welche je nach der Intensität des Lichtes andere sind, ein.

Werden Sprosse der Elodea, in einem grossen Glasgefäss, bei ganz bedecktem Himmel ins Freie gestellt, so bemerkt man, trotz der Schwäche der Beleuchtung, schon nach einer halben Stunde eine bedeutende Umlagerung der Chlorophyllkörper.

Die Aussenwand, an welcher sich vorher die meisten derselben befanden, ist jetzt in den meisten Zellen ganz entblösst, oder weist nur noch einige wenige Körner auf; dieselben sind alle auf die Seitenwände gerückt, wo sie vorher vollständig fehlten. Die inneren tangentialen Wände zeigen ein ganz anderes Verhalten als die äusseren. War die Beleuchtung sehr mässig, so hat die Zahl der Chlorophyllkörner auf denselben nicht abgenommen, sondern scheint im Gegentheil eine etwas grössere geworden zu sein; es scheint, dass eine sehr schwache Zunahme der Beleuchtung oberhalb der Lichtintensität, welcher die Lagerung an den Aussenwänden entspricht, nicht blos Bewegung nach den Seiten-, sondern auch nach den Innenwänden bewirkt, und das Gleiche gilt von anderen Reizen. Erst bei etwas stärkerer Lichtintensität findet man auch innere Wände, die ihrer Chlorophyllkörner ganz oder beinahe ganz entblösst sind, so dass reine Apostrophe vorliegt. Dies ist jedoch selten der Fall; bei relativ noch sehr schwacher Beleuchtung stellt sich nämlich in den meisten Zellen die Systrophe ein. Die Zellen sind jedoch nicht alle gleich reizbar, so dass man in einem und demselben Blatt die reinste Systrophe neben eben beginnender Apostrophe beobachten kann.

Ist der Himmel klar, so wird in sämmtlichen Zellen die Systrophe ausgelöst. Bei nicht zu intensiver Beleuchtung werden die äusseren Wände zunächst verlassen; die Chlorophyllkörner sammeln sich zu einem Klumpen, der häufig, aber nicht immer, den Zellkern umgiebt, und entweder einer Seitenwand oder noch häufiger der Innenwand anliegt. Die Orientirung der Chlorophyllkörner in diesem Klumpen ist wechselnd je nach der Stellung desselben; sie liegen nämlich zum grössten Theil der Zellwand, welchem der Klumpen befestigt ist, parallel, also je nach dem einzelnen Fall, mit ihrer breiten oder schmalen Seite nach aussen. Werden die Pflanzen

rasch aus dem Schatten in intensives Licht gebracht, so rücken die Chlorophyllkörner tumultuarisch zu einer dann meist der Aussenwand befestigten Anhäufung zusammen.

Die Chlorophyllkörner von Elodea sind also gegen hohe Lichtintensität überaus empfindlich; schon das schwache Licht eines ganz bedeckten Himmels genügt oft, um die Systrophe auszulösen. Gegen andere äussere Eingriffe sind dieselben viel weniger empfindlich; es werden aber durch solche doch, wenn auch langsamer, ganz genau die gleichen Bewegungen ausgelöst, wie durch starke Beleuchtung.

Zerschneidet man, oder besser noch, zerreisst man Blätter von Elodea in Stücke, so treten in den Fragmenten Bewegungen der Chlorophyllkörner auf, die allmälig zu tiefgreifender Umlagerung führen. Diese Bewegungen finden bei hoher Sommertemperatur viel rascher statt als bei kühler Witterung, und aus diesem Umstand erklärt es sich unzweifelhaft, dass Frank bereits nach wenigen Stunden den definitiven neuen Zustand erhielt, während bei meinen Versuchen, die in den kühlen Tagen der letzten Hälfte des August vorigen Jahres ausgeführt wurden, die Bewegungen viel träger waren. In Bezug auf das endliche Resultat stimmen aber meine Beobachtungen in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen Frank's überein.

Nach zwei Tagen boten die Präparate, die, mit der selbstverständlichen Ausnahme der durch den Schnitt verletzten Zellen, lebendig geblieben waren, genau dasselbe Bild wie Blätter, welche dem Licht eines wolkigen Himmels ausgesetzt worden waren. Die vorher von Chlorophyllkörnern dicht gepflasterten Aussenwände der Zellen waren nun zumeist derselben ganz oder beinahe ganz entblösst; ihre Chlorophyllkörner waren alle auf die Seitenwände gerutscht. Dagegen waren die Innenwände in den meisten Fällen nicht ärmer, oder sogar etwas reicher, an Chlorophyllkörnern als vorher; es gab jedoch in jedem Schnitt hier und da, meist gruppenweise vereinigte, Zellen, deren Innenwände beinahe keine Chlorophyllkörner trugen, so dass die Apostrophe nahezu vollständig hergestellt war. In einigen Zellen endlich, und zwar solchen, die sich in der Nähe des Randes befanden, meist direct an todte Zellen grenzten, war ganz reine Systrophe eingetreten, und zwar war das Bild, welches etwas intensiveres Licht bei Elodea hervorruft, vollständig

ähnlich. Ganz übereinstimmend sind meine Beobachtungen mit denjenigen Frank's, der jedoch, wohl wegen der höheren Temperatur und dementsprechend des mehr reizbaren Zustandes der Zellen seiner Präparate, die Systrophe häufiger erhalten zu haben scheint.

Also, der Stärke des Reizes entsprechend, war, ebenso wie bei starker Beleuchtung, entweder Apostrophe oder Systrophe, in ganz gleicher Weise wie unter Lichteinfluss eingetreten.

Den Einfluss der Verdunkelung auf Elodea canadensis hat Frank näher untersucht, und nach seinen Angaben war das Resultat ganz ähnlich wie in den eben beschriebenen Fällen, nur wird die Bewegung ausserordentlich langsam aufgelöst; Verdunkelung hat überhaupt bei den meisten Pflanzen in dieser Hinsicht eine sehr schwache Wirkung. Nach zehnwöchentlicher Verdunkelung fand Frank sämmtliche oder beinahe sämmtliche Körner an den Seitenwänden; wo solche noch an den Flächenwänden vorhanden waren, lagen sie beinahe ausschliesslich der hinteren Wand an. Verdunkelung führt also die Epistrophe in Apostrophe über in ganz ähnlicher Weise, wie starke Beleuchtung oder mechanische Verletzung.

Mit Vallisneria habe ich mehr Versuche gemacht und ähnliche Resultate wie bei Elodea bekommen. Auch hier liegen die Chlorophyllkörner im Schatten beinahe sämmtlich der Aussenwand an, und zwar, wie gesagt, z. Thl. mit der schmalen Kante. Bei stärkerer Beleuchtung geht diese Stellung schnell in die Apostrophe oder Systrophe über, und zwar ist Vallisneria in dieser Hinsicht noch empfindlicher als Elodea, so dass reine Apostrophe sehr schwer zu erhalten ist. Es gelingt jedoch bei entsprechender schwacher Erhöhung der Lichtintensität wenigstens in einem Theil der Zellen zu bewirken, dass die Chlorophyllkörner sich grösstentheils auf die Seitenwände begeben; ja man findet zuweilen Zellen mit reiner Apostrophe. Hier ist der Unterschied zwischen Aussen- und Innenwand viel weniger ausgesprochen als bei Elodea, bei sehr schwacher Lichtintensität jedoch sichtbar und ähnlich wie bei letzterer Pflanze.

Die Wirkung der Trennung der Zellen vom Körper ist ähnlich wie bei Elodea, jedoch wiederum mit dem charakteristischen Unterschied, dass die Hinterwand nur wenig langsamer als die Aussen-

wand von ihren Chlorophyllkörnern entblösst wird; die Apostrophe war in meinen Präparaten nach drei Tagen bald mehr, bald weniger vollständig eingetreten; ähnlich und zwar häufiger als bei Elodea war in den mehr gereizten Zellen die Systrophe hergestellt worden. In den getödteten Zellen war hier wie auch bei Elodea der ursprüngliche Zustand unverändert verblieben; die mehr oder weniger desorganisirten Chlorophyllkörner sassen nach wie vor in dichtem Beleg an der Aussenwand.

Aehnlich wie starke Beleuchtung und Trennung der Zellen vom Körper wirkt auch Erkältung auf 0°. In den meisten Zellen ergab die Untersuchung reine Apostrophe; in anderen lagen sowohl der Aussen- wie der Innenwand einige Körner an. Systrophe habe ich in diesem Falle nicht beobachtet.[1])

Verdunkelung hat eine viel schwächere, langsamere Wirkung, und dementsprechend zeigt sich auch der Unterschied zwischen Hinter- und Vorderwand deutlicher.

Also auch bei Vallisneria lösen die verschiedenartigsten Reize die gleichen Bewegungen aus wie starke Beleuchtung.

Von Frank sind auch die untergetauchten Blätter von Sagittaria sagittaefolia näher untersucht worden; leider konnte ich mir Material dieser Pflanze nicht verschaffen. Die Wirkungen starker Beleuchtung, die uns hier besonders interessiren, waren Frank nicht bekannt; hervorzuheben ist aber, dass nach seinen Beobachtungen die Reize, je nach ihrer Intensität, die Apostrophe oder die Systrophe hervorrufen. Durch Trennung der Zellen vom Körper und durch Verdunkelung tritt die erstere Stellung ein; als Frank aber solche Präparate einige Zeit im Dunkeln gelassen, also zwei, jede für sich allein nur schwach wirkende Bewegungsursachen vereinigt hatte, waren sämmtliche Körner zu einem Klumpen um den Zellkern angehäuft. Am Lichte löste sich die Anhäufung wieder auf; die Systrophe ging in Apostrophe über.

---

1) Der Versuch wurde im Winter gemacht. Vielleicht würde starke Erkaltung während der Sommerzeit eine stärkere Wirkung haben und die Systrophe hervorbringen.

Crassulaceen.

Sehr instructive Verhältnisse bieten auch die seit der Entdeckung Böhm's vielfach wieder untersuchten Blätter der Crassulaceen. Meine Beobachtungen wurden an Arten von Sempervivum und Sedum angestellt.

Die Blätter der Rosetten der alpinen Sempervivum-Arten besitzen alle gleichen inneren Bau. Ihr Parenchym besteht aus dünnen, nur eine Zellschicht dicken, verticalen Platten oder Lamellen, welche das Blatt seiner Längsaxe parallel, also in Bezug auf die Rosette in radialer Richtung, von der Basis bis zur Spitze durchziehen und durch Intercellularräume von einander getrennt sind. Die Zellen sind tonnenförmig, grenzen mit ihren gewölbten radialen Wänden an die Intercellularräume, mit den tangentialen und horizontalen an einander.

Im diffusen Licht, sowohl bei schwacher Beleuchtung im Zimmer, wie draussen bei klarem Himmel, liegen die Chlorophyllkörner alle auf den radialen, also an die Intercellularräume grenzenden Wänden; die Fugenwände, und zwar sowohl die verticalen wie die horizontalen, sind chlorophyllfrei.

Hier herrscht demnach unter gewöhnlichen Verhältnissen die Apostrophe. Die verticalen Wände sind aber ungleichwerthig; nur die radialen, an Intercellularräumen grenzenden, sind mit Chlorophyllkörnern versehen.

Die Apostrophe in Epistrophe überzuführen ist mir nur sehr unvollkommen gelungen. Bei sehr schwacher Beleuchtung rücken wohl die Körner mehr nach oben; zu einer einigermaassen vollständigen Umlagerung kommt es jedoch nicht.

Dagegen wird die Apostrophe sehr leicht und zwar durch die verschiedensten Reize, in überall ganz gleicher Weise, in die Systrophe übergeführt.

Werden die Blätter den directen Sonnenstrahlen im Hochsommer ausgesetzt, so sammeln sich, wie es schon Böhm und Stahl zeigten, die Chlorophyllkörner zu einem oder zwei stark vorspringenden Klumpen, die häufig den Zellkern einschliessen. Die Stellung dieser Klumpen ist wechselnd, sie können an allen Wand-

theilen befestigt sein, aber stets derart, dass, wo zwei vorhanden sind, sie einander gegenüber liegen.

Ganz genau den gleichen Effekt hat nach den Beschreibungen Böhm's und Frank's die Trennung der Zellen vom Körper; ich habe jedoch, unzweifelhaft wegen der zu kühlen Temperatur, bei welcher ich den Versuch anstellte, unter solchen Umständen nur schwache Wirkung erhalten.

Dagegen habe ich ganz die gleiche Umlagerung wie durch starke Beleuchtung durch Erkaltung erhalten; auch in diesem Falle waren die Chlorophyllkörner zu einem oder zwei, im letzteren Falle opponirten Klumpen angehäuft.

Ganz ähnlich wie Sempervivum verhalten sich gegen Kälte die untersuchten Sedum-Arten und die allerdings nicht zu den Crassulaceen gehörige Opuntia Rafinesquiana, bei welcher ich jedoch nicht im Stande war, durch starke Beleuchtung Systrophe hervorzurufen.

Bei Sempervivum dendroideum besitzen die Blätter typische Palissadenzellen, die von einander durch grosse Intercellularräume getrennt sind; an diesen nur liegen die Chlorophyllkörner, die demnach Längsstreifen bilden. Experimente habe ich mit dieser Art nicht angestellt.

Lemna trisulca.

Ueber die Bewegungen der Chlorophyllkörner bei dieser Pflanze hat Borodin in seiner wichtigen Arbeit sehr eingehende Mittheilungen gemacht, die ich nur bestätigen kann, während eine diesbezügliche theoretisch wichtige Angabe Stahl's über den Unterschied zwischen der durch starke Beleuchtung hervorgerufenen Profilstellung und der Nachtstellung sich als nicht ganz richtig erwies.

Die Sprosse von Lemna trisulca bestehen bekanntlich an der Peripherie aus einer chlorophyllhaltigen Parenchymschicht, die von farbloser Epidermis überzogen ist. Mehr nach innen verdoppelt sich die Parenchymschicht und die Mitte besteht aus einem lückenreichen mehrschichtigen grünen Gewebe. Nur die Randtheile mit einfacher und doppelter Parenchymschicht gewähren ohne Präparation Einsicht in die Lagerung ihres Chlorophyllapparats. Den grünen Zellen sind hier und da Raphidenschläuche eingebettet, die eine gewisse Bedeutung für die Lagerung der Chlorophyllkörner ebenfalls besitzen.

Unter gewöhnlichen Umständen liegen die Chlorophyllkörner den der Sprossoberfläche parallelen Wänden gleichmässig vertheilt an. Werden möglichst frei liegende Pflanzen — sie bilden bekanntlich in der Natur Haufen im Schatten anderer Wasserpflanzen — in einem Glasgefäss bei bedecktem, aber doch nicht zu dunkelem Himmel ins Freie gestellt, so werden die an die Epidermis grenzenden Wände von den Chlorophyllkörnern verlassen, also im einschichtigen Parenchym beide Flächenwände, im zweischichtigen nur eine. An der Innenwand des letzteren bleiben dagegen noch mehrere Chlorophyllkörner liegen, wie es bereits Borodin auch andeutet. Dieser Zustand persistirt bei entsprechender Beleuchtung und für denselben passt ganz genau das für die Nachtstellung von Stahl aufgestellte Schema.

Ist das Licht intensiver, so werden alle Flächenwände verlassen; das Chlorophyll liegt ganz an den Seitenwänden.

Bei noch stärkerer Beleuchtung werden, wie es Borodin auch angiebt, die an Raphidenzellen grenzenden Seitenwände auch entblösst; dieselben haben also für die Chlorophyllkörner nicht die gleiche Bedeutung wie die Trennungswände der Parenchymzellen.

Im direkten Sonnenlicht endlich häufen sich die Chlorophyllkörner zu Klumpen in den Ecken an; es tritt Systrophe ein.

Durch Verdunkelung wird die Epistrophe ebenfalls in Apostrophe übergeführt; die Wirkung ist aber eine schwache, derjenigen einer für die Epistrophe nur ein wenig zu hohen Lichtintensität gleich. Wie im letzteren Fall nämlich werden die an die Epidermis grenzenden Flächenwände vollständig von ihren Chlorophyllkörnern entblösst, während an den inneren noch einige verbleiben. Also hier auch bei Lemna ist gänzliche Uebereinstimmung in den Wirkungen starker Lichtintensität und Verdunkelung vorhanden.

Der Unterschied, den Stahl gerade für Lemna trisulca zwischen der Nachtstellung und der durch das Licht bewirkten Profilstellung aufgestellt hatte, ist nicht vorhanden. Stahl hatte bei seinen Versuchen stets zu starke Beleuchtung benutzt.

Moose (Taf. V, Fig. 1—4 u. 9—12).

Vielfach sind für die Bewegungen der Chlorophyllkörner, seit Famintzin's interessanten Beobachtungen, Moose, sei es Laub-,

sei es Lebermoose, untersucht worden. Der genannte Forscher stellte seine Beobachtungen über den Einfluss der Verdunkelung an einem unbestimmten Mnium; Borodin untersuchte Mnium sp., Funaria hygrometrica, Alicularia scalaris, Marchantia polymorpha (Brutknospen), Pellia epiphylla, Blasia pusilla; Frank benutzte Radula complanata, Mnium rostratum; Stahl Funaria hygrometrica; ich habe meine Beobachtungen an Atrichum undulatum, Mnium affine und hauptsächlich Plagiochila asplenioides angestellt.

Aus den Litteraturangaben scheint hervorzugehen, dass Systrophe nirgendswo bei den Moosen beobachtet worden ist, und ich habe eine Ansammlung zu Klumpen auch in den von mir untersuchten Fällen unter keiner Bedingung beobachtet. Die Apostrophe wird aber wie in den vorher beschriebenen Fällen, sowohl durch intensive Beleuchtung wie auch durch andere Reize, in ganz übereinstimmender Weise hervorgerufen.

Werden Sprosse von Plagiochila asplenioides dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, so begeben sich die bis dahin ausschliesslich die Aussenwände bekleidenden Chlorophyllkörner alle auf die Seitenwände. Bemerkenswerth ist das Verhalten der peripherischen Zellen, an deren freier Kante in der Epistrophe Chlorophyllkörner vorhanden sind, in der Apostrophe dagegen vollständig fehlen, sogar die Randpartie der Zelle überhaupt ganz vermeiden.

Ganz genau das gleiche Bild erhält man ferner durch Erkaltung anf 0°, durch anhaltende Verdunkelung, durch vollständiges Trockenwerden, das bei Moosen bekanntlich nicht nur nicht tödtlich wirkt, sondern einen normalen Vorgang darstellt, beim Zerschneiden des Blattes. Diese verschiedenen Reize lösen ganz genau die gleiche Bewegung wie intensives Licht aus.

Sehr ähnlich verhält sich auch, wie die Bilder zeigen (Taf. V, Fig. 9—12), Atrichum undulatum, deren Chlorophyllkörner sich von denjenigen der Plagiochila durch viel bedeutendere Grösse auszeichnen.

Padina Pavonia (Taf. V, Fig. 13—15).

Der Thallus von Padina stellt bekanntlich einen schuppen- oder fächerförmigen, am Rande fortwachsenden Gewebekörper dar, dessen Zellen durch regelmässig verlaufende Antiklinen und Periklinen

begrenzt sind und ein regelmässiges Netz darstellen, das mit dem von Sachs' Vorlesungen, Fig. 273 (p. 530), vergleichbar ist; sie sind in radialer Richtung mehr oder weniger verlängert. Im Schatten liegen die Chromatophoren sämmtlich auf den der Thallusoberfläche parallelen Wänden; schon bei mässiger Lichtintensität jedoch geht die Epistrophe in Apostrophe über, und zwar werden in den Epidermiszellen, die ich allein näher untersuchte, die äusseren Wände früher als die inneren verlassen. Bei etwas stärkerer Lichtintensität jedoch werden, wenigstens an der Unterseite des Thallus, auch diese entblösst und reine Apostrophe hergestellt. Dabei zeigt sich aber ein höchst auffallender Unterschied zwischen den Längswänden (Antiklinen) und den Querwänden (Periklinen); auf den ersteren allein nämlich sammeln sich die Chromatophoren, und zwar beiderseits der Zelle in ungefähr gleicher Menge, während die letzteren kein einziges Chromatophor erhalten. Bei noch stärkerer Lichtintensität sammeln sich die Chromatophoren an der Mitte der Wand zu je einem dicken Klumpen, der dann zu dem in der Mitte gelegenen Zellkern hinüberfliesst, um sich hauptsächlich an der Unterseite desselben anzusammeln. Wir haben es dann mit einer ganz ähnlichen Erscheinung zu thun, wie bei Rhipidophora.

Die Zellen der Oberseite verhalten sich insofern abweichend, als, soweit meine Beobachtungen reichen, die Innenwand ihrer Chromatophoren nicht entblösst wird, letztere sich bei starker Lichtintensität vielmehr zu einem Klumpen versammeln, der, ähnlich wie derjenige der beiden Seitenwände, zum Zellkern hinüberfliesst, so dass schliesslich ein ähnliches Bild wie an der Unterseite zu Stande kommt.

Bemerkenswerth ist, dass in den ganz unregelmässig geordneten Zellen junger Pflanzen die auffallende Bevorzugung der Antiklinen und Vermeidung der Periklinen nicht eintritt. Die Zellen sind unregelmässig polygonal und isodiametrisch, oder, wenn verlängert, durchaus nicht in genau radialer Richtung; sobald die Anordnung eine regelmässige wird, macht sich auch der erwähnte Gegensatz merkbar.

Ob die eben erwähnten Bewegungen noch durch andere Reize als intensives Licht ausgelöst werden, habe ich leider nicht feststellen können, da ich die merkwürdigen Bewegungen von Padina

erst unmittelbar vor meiner Abreise von der Meeresküste kennen lernte. Dass ich diesen unvollständig untersuchten Fall doch hier näher bespreche, geschah, weil sich an demselben die Gradation der Bewegung je nach der Lichtintensität überaus schön beobachten lässt, und der Einfluss anatomischer Verhältnisse in sehr instructiver Weise zur Geltung kommt. Diese Bewegungen mit der Richtung der Lichtstrahlen in Zusammenhang zu bringen, wäre ganz unmöglich.

Die im Vorhergehenden beschriebenen Beispiele zusammen mit den Beobachtungen Stahl's zeigen wohl zur Genüge:

1. Dass durch das Licht zweierlei ganz distincte Bewegungen ausgelöst werden; einerseits streben die Chlorophyllkörner, sich nach morphologisch bestimmten, je nach der Lichtintensität verschiedenen Theilen der Zelle zu begeben (phototonische Bewegungen), andererseits ihre breite Fläche der Richtung des Lichtstrahls parallel resp. senkrecht zu stellen (phototaktische Bewegungen).
2. Die phototonischen Bewegungen sind mit den durch abnehmende Lichtintensität, Erkaltung und andere Reizursachen ausgelösten identisch; diese Identität beruht auf specifischer Reizenergie.
3. Diesen Sätzen glaube ich auf Grund Stahl's und eigenen Beobachtungen hinzufügen zu können, dass den phototaktischen ähnliche Bewegungen durch andere Faktoren als das Licht nicht ausgelöst werden.

Im Anschluss an die eben besprochenen seien noch in aller Kürze einige anderen hierher gehörigen Erscheinungen erwähnt.

Der Einfluss der Kälte auf die Anordnung der Chlorophyllkörner wurde ausser von Frank auch von Kraus einer eingehenden Untersuchung unterworfen; er fand im Palissadenparenchym der Blätter die Chlorophyllkörner an der Basis der Zellen zu je einem Klumpen angehäuft und eine ähnliche Erscheinung in der grünen Rinde aller untersuchten Obst- und Waldbäume. Im letzteren Falle sind die Chlorophyllkörner entweder an gewissen, nicht an Intercellularräume grenzenden Stellen der Zellwand oder rings um den im Zellraum suspendirten Zellkern angehäuft; letzteres ist

der Fall bei Sambucus, Lonicera und Ribes. Ich kann diese Beobachtungen vollständig bestätigen; die Umlagerung ist z. B. sehr schön in der Rinde von Sambucus, wo sie nach Kraus auf der Aussenwand beginnt.

Diese winterliche Systrophe bewirkt ein schwaches Blasserwerden der Farbe. Die Erscheinung ist aber weit weniger auffallend als die von Sachs 1859 entdeckte und näher untersuchte Farbenänderung, welche durch die Lichtbewegungen bedingt wird. In jeder Vorlesung werden jetzt die überaus leicht anzustellenden hierher gehörigen Experimente gemacht; durch Auflegen eines undurchsichtigen Gegenstandes, etwa eines geschmeidigen Bleistreifens auf ein der Sonne ausgesetztes Blatt erhält man ein dunkelgrünes Schattenbild auf hellerem Grunde. Die Blätter einer und derselben Pflanze, oder z. B. in auffallendster Weise die ganzen Sprosse von Lemna trisulca und Padina Pavonia zeigen dementsprechend eine ganz andere Färbung, je nachdem sie sich am Licht oder am Schatten befinden, ganz abgesehen von der im vorigen Abschnitte besprochenen Zerstörung des Chlorophylls resp. Phaeophylls bei zu intensiver Beleuchtung. Auch der Uebergang in die Nachtstellung dürfte, bei gewissen Pflanzen, auch unter normalen Umständen, auffallende Wirkungen hervorrufen; wie mir nämlich Herr Garteninspector Bouché mittheilte, sind die Blätter gewisser Selaginellen Abends ganz auffallend blasser als am Tage. Ich habe selber keine Gelegenheit gehabt, diese Fälle näher zu untersuchen.

Auf einer ganz anderen Ursache beruht dagegen bekanntlich die Farbenänderung der Blattpolster von Mimosa pudica und anderer reizbarer Pflanzen bei der Erschütterung. Die Untersuchung, ob dabei vielleicht eine Bewegung der Chlorophyllkörner, die nach den Vorgängen bei den Diatomeen, nicht ausgeschlossen schien, vorhanden wäre, hat mir nur zweifelhafte Resultate gegeben. Uebrigens ist die bekannte Erklärung dieser Erscheinung vollständig hinreichend.

Ob der Schwerkraft eine wesentliche Bedeutung für die Anordnung der Chlorophyllkörner zukommt, ist mir etwas zweifelhaft. Eine solche wird zwar von Frank an den Blättern von Elodea und Sagittaria behauptet; ohne die Möglichkeit der Annahme Frank's leugnen zu wollen, scheinen mir die Erscheinungen, auf welche dieselbe sich stützt, nicht hinreichend beweisend.

Was die von Dehnecke beobachtete Wirkung der Schwerkraft auf die Anordnung der stärkeführenden Chlorophyllkörner der Stärkestrasse betrifft, so ist sie eine rein passive Bewegung, welche mit Reizerscheinungen nichts zu thun hat; sobald die Chlorophyllkörner sich ihrer schweren Stärkeeinschlüsse entledigt haben, vertheilen sie sich, ganz unabhängig von der Schwere, im ganzen Protoplasmakörper der Zelle.

Dass nicht blos chlorophyllgrüne, sondern auch andersgefärbte assimilirende Chromatophoren die Fähigkeit besitzen, unter dem Einfluss äusserer Reize ihre Lage in der Zelle in bestimmter Weise zu ändern, zeigen schon die als Beispiele beschriebenen braunen Algen. Auch bei den Florideen kommen, wie es Berthold schon zeigte, ganz ähnliche Erscheinungen vor.

Ich beobachtete derartige Bewegungen sehr schön bei Chylocladia-Arten der Umgebung von Nervi. Im Schatten lagen die Chromatophoren an sämmtlichen Wänden der peripherischen Zellschicht; schon bei mässiger Beleuchtung verliessen sie die Aussenwand, welche von dem Berthold'schen Schirm bald eingenommen wurde; an der Innenwand dagegen blieben sie vorhanden. Hier auch zeigt sich also ein Gegensatz zwischen Innen- und Aussenwänden, wie bei Elodea und anderen Fällen.

Ueber den Nutzen der durch das Licht hervorgerufenen Bewegungen hat sich Stahl bereits in seiner erwähnten Arbeit ausgesprochen, aber auch die durch andere Reizursachen ausgelösten Bewegungen dürften z. Thl. von biologischer Wichtigkeit sein. Durch ihre Eigenschaften sind die assimilirenden Chromatophoren von der Aussenwelt unmittelbar abhängig und müssen dementsprechend im Stande sein, aus günstigen Einflüssen Nutzen zu ziehen und sich gegen schädliche Wirkungen zu schützen. Nun wirken diejenigen äusseren Agentien, welche für die Assimilation vor Allem nothwendig sind, das Licht und die atmosphärische Luft, unter bestimmten Umständen, namentlich bei zu hoher Lichtintensität, zerstörend auf das Chlorophyll. Der Zweck der Bewegungen der Chromatophoren scheint, in der Mehrzahl der Fälle, in Regulirung des Licht- und Luftzutritts zu bestehen; unter günstigen Bedingungen werden die Chromatophoren der Wirkung dieser Agentien möglichst ausgesetzt, unter schädlichen in geschützte Stellen gebracht.

Der Lichtregulirung entsprechen bei den höheren Pflanzen die als Epistrophe, Apostrophe und Systrophe bezeichneten Stellungen.

Die Epistrophe ist die gewöhnliche normale Stellung des Chlorophyllapparats zahlreicher Pflanzenzellen; durch dieselbe wird möglichst vollständige Ausnutzung des Lichts erzielt und stets ist der Chlorophyllapparat im Stande, sich schädlicher Lichtintensität durch Uebergang in die Apostrophe oder Systrophe zu entziehen.

Die Apostrophe ist als gewöhnliche Stellung des Chlorophyllapparats kaum weniger häufig als die Epistrophe. Man findet sie in Pflanzenorganen, welche gewöhnlich ein Uebermaass von Licht erhalten und deren Zellen dementsprechend auch die Palissadenform besitzen, durch welche schon eigentlich die Epistrophe ausgeschlossen ist. Aber auch in Zellen, deren Gestalt das Zustandekommen des letzteren Anordnungsmodus nicht verhindern würde, kommt die Apostrophe als normale Stellung, bei gänzlichem oder beinahe gänzlichem Ausschluss der Epistrophe, zuweilen vor, so bei den alpinen Sempervivum-Arten. In denjenigen Zellen, wo die Epistrophe unter normalen Umständen vorhanden ist, geht sie bei zu starker Beleuchtung in Apostrophe über. In dieser letzteren Stellung kehren die Chromatophoren ihre schmale Seite dem Lichte zu und erhalten auf diese Weise nur eine geringere, weniger schädliche Lichtmenge. Steigt die Lichtintensität noch mehr, so ballen sich die Chlorophyllkörner zu einem oder einigen wenigen Klumpen derart, dass die dem Licht ausgesetzte Gesammtoberfläche möglichst reducirt wird.

Aber nicht blos Zunahme der Lichtintensität, sondern noch andere äussere Einflüsse bewirken, abgesehen von den abnormen Bedingungen, die nur künstlich hergestellt werden können, die Ueberführung der Epistrophe in Apostrophe und Systrophe. Beinahe allgemein werden solche Bewegungen durch Abnahme der Temperatur bis zum Nullpunkt ausgelöst. Die biologische Bedeutung dieser Kältewirkungen scheint mir ebenfalls unschwer zu errathen. Die Erscheinung tritt erst bei einer Temperatur auf, welche für die Assimilation nicht genügt, bei welcher aber die Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht, wie die vorhin dargelegte Erscheinung der Winterfärbung zeigt, fortdauert, vielleicht sogar noch gesteigert wird. Wir haben es also wiederum mit einer Schutzvorrichtung

gegen das bei niederer Temperatur nutzlose und nur schädlich wirkende Licht zu thun.

Aehnlich verhält es sich mit den Bewegungen, welche in Moosblättern beim Trockenwerden ausgelöst werden. Die Assimilation findet im trockenen Zustand nicht statt, während der Prozess der Chlorophyllzerstörung durch das Licht unbehindert weiter vor sich geht, indem er von dem Zustand des Protoplasma ganz unabhängig ist.

Dagegen muss die Bedeutung der Nachtstellung die, soweit untersucht, nur bei gewissen Moosen und Diatomeen, vielleicht Selaginellen, unter normalen Umständen eintritt, natürlich eine andere, vorläufig nicht zu errathende sein.

Ob die Systrophe, welche bei gewissen marinen Diatomeen durch Erschütterung hervorgerufen wird, von irgend einem Nutzen für diese Pflanzen sei, muss dahingestellt bleiben; dass die Erscheinung schon bei mässigem Wellenschlag eintreten wird, ist wohl unzweifelhaft; es ist aber möglich, dass dieselbe für diese Pflanzen nicht von grösserem Nutzen sei als die Lichtperception, welche durch einen Stoss auf das Auge bedingt wird, und die, obgleich von gar keinem Nutzen, ebenfalls im Leben mancher Wesen keine seltene Erscheinung ist. Dass die Auslösung einer Reizbewegung unter allen Umständen von Nutzen sein müsse, ist natürlich gar nicht nothwendig.

Von gleicher Bedeutung wie die Epistrophe und die Apostrophe sind die durch die Lichtwirkung bedingten Stellungen, welche ebenfalls zur Regulirung des Lichtzutritts dienen.

Die Bewegungen der Chlorophyllkörner haben ausserdem den Zweck, die Beziehungen derselben zur Atmosphäre zu reguliren. Zutritt von Kohlensäure ist nothwendige Bedingung der Assimilation, der Sauerstoff wirkt aber zerstörend auf das Chlorophyll. Dementsprechend ist in der Epistrophe, sowie auch bei Pflanzen, deren Chlorophyllkörner auch unter günstigen Bedingungen apostrophisch geordnet sind, das Chlorophyll möglichst dem Kohlensäurezutritt ausgesetzt. In der Epidermis untergetauchter Pflanzentheile sind die Chlorophyllkörner unter gewöhnlichen Verhältnissen hauptsächlich an der Aussenwand angehäuft, bei den Fettpflanzen liegen sie an den grossen Intercellularräumen. Bei schädlicher Lichtintensität

hingegen werden sie in die gegen Zutritt des Sauerstoffs geschütz-teren Stellen geführt; sie verlassen nämlich die nach aussen oder an grosse Intercellularräume grenzenden Theile der Zellhaut. Warum die Chlorophyllkörner in der Apostrophe die an ungleichwerthige Zellen grenzenden, bei Padina die periklin gelegenen Wände verlassen, ist vorderhand vollständig räthselhaft.

3. Einfluss äusserer Agentien auf die Gestalt der Chlorophyllkörner.[1])

Im Zusammenhang mit den Bewegungen der Chromatophoren wird gewöhnlich auch der Einfluss des Lichtes auf ihre Gestalt behandelt. Von Sachs aus theoretischen Gründen vermuthet, wurden die Gestaltsänderungen der Chlorophyllkörner bei wechselnder Beleuchtung in dessen Laboratorium von Micheli entdeckt; derselbe zeigte nämlich, dass im Blatte von Ceratodon purpureus die Chlorophyllkörner sich unter dem Einfluss intensiven Lichtes contrahiren. Das allgemeine Vorkommen derartiger Erscheinungen und das Nähere über die dabei stattfindenden Vorgänge wurde von Stahl in seiner vielerwähnten Arbeit mit gewohnter Gründlichkeit und Klarheit dargelegt. Bei den Algen und Moosen werden nach ihm unter dem Einfluss starker Beleuchtung flache Chlorophyllkörner weniger breit, aber entsprechend dicker, unter mehr oder weniger auffallenden sonstigen Aenderungen ihrer Umrisse; in den Palissadenzellen dagegen sind die Chlorophyllkörner im Schatten stark gewölbt, im intensiven Licht dünn scheibenförmig.

Ich kann die Beobachtungen Stahl's, soweit ich sie nachuntersuchte, nur bestätigen. Ich will aber hinzufügen, dass solche Gestaltsänderungen nicht blos durch Abwechslung von stärkerer und schwächerer Beleuchtung, sondern in ganz ähnlicher Weise noch durch andere Reizursachen bewirkt werden. Schon Klebs hat interessante diesbezügliche Beobachtungen bei Euglena-Arten gemacht, wo unter ungünstigen Lebensbedingungen sowie auch unter dem

1) Litt.: Micheli, Quelques observations sur la matière colorante de la Chlorophylle. Arch. des sciences de la Bibl. Univ. de Genéve. T. 29. 1867. — E. Stahl, Bot. Zeit. 1880, Sp. 357. — Klebs, Flagellaten, p. 38.

Einfluss verschiedener Eingriffe, die in die Länge gestreckten Chlorophyllkörner scheibenförmig werden, um wieder ihre frühere Gestalt anzunehmen, sobald die störenden Einflüsse beseitigt sind.

Wir haben bereits vorher gesehen, dass bei den Diatomeen Striatella und Rhipidophora, die Chromatophoren sowohl bei Erschütterung und Verdunkelung, wie auch bei intensivem Licht, kürzer und dicker werden, und ich habe constatirt, dass in Farnprothallien zweitägige Verdunkelung oft eine ganz ähnliche Abrundung der Chlorophyllkörner wie intensives Licht bewirkt. Ebenso wie bei den Bewegungen haben wir es auch bei den Gestaltsänderungen mit specifischer Reizenergie zu thun; die verschiedensten Ursachen rufen die gleiche Störung im Molekulargerüst hervor.

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren wurden, wo nichts anders bemerkt, mit Leitz'schen Systemen gezeichnet. Die Nummern zwischen Klammern geben Ocular und Objectiv an.

Tafel I.

Fig. 1. Daphne Blagayana. Eizelle mit stärkehaltigen Leukoplasten. (I. 1/16.)

Fig. 2. Hyacinthus non-scriptus. Eiapparat mit stärkehaltigen Leukoplasten. (I. 7.)

Fig. 3. Sphacelaria cirrhosa. Vegetationspunkt. Scheitelzelle mit zahlreichen Oeltropfen und blass-braunen Chromatophoren. (I. 7.)

Fig. 4. Id. Ausgewachsene Zelle mit den dunkel-braunen, meist bisquitförmigen Chromatophoren. (I. 7.)

Fig. 5. Dictyopteris polypodioides. Stück des Scheitelmeristems mit kleinen braunen Chromatophoren und zahlreichen Oeltropfen.

Fig. 6. Id. Ausgewachsene Zellen. (I. 7.)

Fig. 7. Ceramium sp. Vegetationspunkt mit kleinen blass-rothen rundlichen Chromatophoren. In der jungen Haarzelle winzige Leukoplasten. (I. 1/16)

Fig. 8. Id. Stück aus der Mitte eines Fadens. Axile Zelle mit schmalbandförmigen, Rindenzellen mit unregelmässig gebogenen rothen Chromatophoren. (I. 7.)

Fig. 9. Peyssonellia squamaria. Zelle des Scheitelmeristems mit sehr kleinen blass-rothen rundlichen Chromatophoren. (I. 1/16.)

Fig. 10. Id. Rundliche Chromatophoren einer älteren oberflächlichen Zelle der Oberseite. (I. 1/16.)

Fig. 11. Id. Chromatophoren aus einer papillenförmigen Zelle eines alteren Thallustheiles. (I. 1/16.)

Fig. 12. Id. Haarzelle mit den dünn-fadenförmigen Leukoplasten.

Fig. 13. Ectocarpus sp. Krumm-stabförmige Chromatophoren mit daran haftenden Phaeophyceenstärkekörnern. Zellkern von Oeltropfen umgeben.

Tafel II.

Fig. 1. Canna Warszewiczii. Leukoplasten mit Krystallnadeln aus dem Parenchym eines jungen Niederblattes. (I. 1/16.)

Fig. 2—3. Id. Desgl. aus einem ganz jungen farblosen Spross Ausser den Krystallnadeln auch die oktaëdrischen Krystalle in Ein- oder Zweizahl in jedem Leukoplast sichtbar. (I. 1/16.)

Fig. 4—5. Id. Leukoplasten mit grossen Krystallnadeln und oktaëdrischen Krystallen. (I. 1/16.)

Fig. 6. Chloroplasten aus dem ergrünten Rhizom von Canna Warszewiczii (die beiden mittleren) und C. gigantea. (I. 1/16 und I. 9.)

Fig. 7. Canna gigantea. Chloroplasten aus der Aussenrinde des ergrünten Rhizoms. (I. 9.)

Fig. 8. Bryopsis plumosa. Chloroplasten. Die „Pyrenoide" z. Th. in Entstehung begriffen. (I. 1/16.)

Fig. 9. Id. Chloroplasten älterer Theile. Die Pyrenoide z. Th. in scheinbarer Theilung. (I. 1/16.)

Fig. 10. Id. Chloroplasten nach der Behandlung mit Pikrinalkohol. Das Stroma ist fein punktirt; die Stärkehülle hat sich vom Krystall („Pyrenoid") weg contrahirt. (I. 1/16.)

Fig. 11. Id. Chloroplasten etwas in Wasser aufgequollen. Zwei Streifensysteme sichtbar. (I. 1/16.)

Fig. 12. Cladophora sp. (von Nizza). Chloroplasten mit beschalten „Pyrenoiden". Einzelne Stärkekörner im Stroma zerstreut. (I. 1/16.)

Fig. 13. Theil des netzförmigen Chloroplast einer Meeres-Cladophora von Antibes. Kleine „Pyrenoide" mit Stärkehülle und einzelne freie Stärkekörnchen im Stroma eingebettet. (I. 1/16).

Fig. 14. Desgl. aus einer älteren Zelle derselben Cladophora. Geschichtete scheinbare Stärkekörner, deren Kern von einem „Pyrenoid" gebildet ist. (I. 1/16.)

Fig. 15. Anthoceros laevis. Junge Zelle der Oberseite des Thallus; das „Pyrenoid" von kleinen Stärkekörnern ganz verdeckt. (Zeiss I. 1/18.)

Fig. 16. Id. Zelle von der Unterseite des Thallus. (Zeiss I. 1/18.)

Fig. 17. Ulva bullosa. Zellen mit Chromatophor, beschalten Pyrenoiden und zerstreuten Stärkekörnchen.

Fig. 18. Zingiber officinale. Leukoplasten mit Krystallnadeln aus der Innenrinde. (I. 1/16.)

Fig. 19. Id. Die Leukoplasten mit Stärkekörnern versehen. (I. 1/16.)

Fig. 20. Id. Runde Leukoplasten der Aussenrinde, ohne Krystall. Kleine Einschlüsse unbekannter Natur sind im Stroma eingelagert. (I. 1/16.)

Fig. 21. Id. Krystallführende Leukoplasten mit grossen flach-dreieckigen Stärkekörnern aus tiefen Zellen. (I. 1/16.)

Fig. 22—25. Id. Chloroplasten eines ergrünten Rhizoms. In Fig. 22 u. 25 ohne, in Fig. 23 u. 24 mit Stärkekörnern. (I. 1/16.)

Fig. 26. Id. Chloroplasten der Aussenrinde.

Tafel III.

Fig. 1. Phajus grandifolius. Leukoplasten mit stabförmigen Proteïnkrystallen aus der Epidermis der Knolle. (I. 1/16).

Fig. 2. Id. Chloroplasten mit farblosem Proteïnkrystall aus der Aussenrinde der Knolle. (I. 1/16.)

Fig. 3. Id. Runder Chloroplast mit eingeschlossenem Krystall aus der Rinde der Knolle. Die körnige Beschaffenheit durch Oeltropfen bedingt. (I. 1/16.)

Fig. 4. Id. Leukoplasten und Zellkern aus dem Parenchym der Wurzel. (I. 1/16.)

Fig. 5. Id. Chloroplasten der ergrünten Wurzel. (I. 9.)

Fig. 6. Id. Leukoplast mit Stärkekorn aus der Wurzel. (I. 9.)

Fig. 7. Maxillaria triangularis. Leukoplasten mit Proteïnkrystallen aus der Epidermis eines Perigonblattes der Blüthenknospe. (I. 1/16.)

Fig. 8. Id. Chromoplasten der Epidermis eines Perigonblattes der fertigen Blüthe. Das farbstoffhaltige Stroma überzieht unvollständig den farblosen Proteïnkrystall. (I. 1/16.)

Fig. 9. Colchicum autumnale. Zellkern mit krystallhaltigen Leukoplasten aus der Blattepidermis. (I. 1/16.)

Fig. 10. Cerinthe minor. Chloroplasten mit Proteïnkrystallen aus der Epidermis des Stengels. (I. 1/16.)

Fig. 11. Cerinthe glabra. Chloroplasten mit grossen Proteïnkrystallen aus der Epidermis eines alten Stengels. (I. 1/16.)

Fig. 12. Goodyera pubescens. Leukoplasten mit Proteïnkrystall aus der Blattepidermis; *a* grösserer Leukoplast aus einer anderen Zelle desselben Blattes.

Fig. 13. Id. Chloroplasten aus dem Blattmesophyll mit Proteïnkrystallen. Die Grana sehr deutlich. (I. 1/16.)

Fig. 14. Monotropa Hypopitys. Leukoplasten Proteïnkrystallen aus dem Parenchym einer Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 15. Neottia nidus-avis. Zellkern und Leukoplasten, letztere mit Proteïnkrystallen, aus der Mitte des Stengels. (I. 1/16.)

Fig. 16. Id. Chromoplasten mit Proteïn- und Farbstoffkrystallen aus dem oberen Theile des Stengels. (I. 1/16.)

Fig. 17. Id. Chromoplasten mit Farbstoff- z. Th. auch Proteïnkrystallen aus der Blüthe. (III. 1/16.)

Fig. 18. Chrysanthemum phoeniceum. Chromoplasten aus der Innenschicht der Röhrenblüthen. Farblose Proteïnkrystalle und gelbe Grana. (I. 1/16.)

Fig. 19. Id. Ebensolche aus der Aussenschicht der Röhrenblüthen. (I 1/16.)

Fig. 20. Hartwegia comosa. Chloroplasten mit rothen Farbstofftröpfchen aus den Luftwurzeln. (I. 1/16.)

Fig. 21. Polytrichum juniperinum. Chloroplasten aus den Sprossen. Die Grana hauptsächlich peripherisch gelagert. (I. 1/16.)

Fig. 22. Bryonia dioica. Zwei Zellen aus dem peripherischen Theil der Frucht, die eine mit rothen, die andere mit orange-gelben Chromoplasten. (I. 7.)

Fig. 23. Solanum dulcamara. Chromoplasten aus dem Fruchtfleisch mit wenigen rothen Farbstoffkrystallen und Stärkekörnern. (III. 1/16.)

Fig. 24. Aloë verrucosa. Chromoplasten des Blüthenstiels mit deutlichen hauptsächlich peripherisch gelegenen Grana. (I. 1/16.)

Fig. 25. Equisetum arvense. Chromoplasten aus dem Parenchym des fertilen Stengels. (I. 1/16.)

Fig. 26. Id. Ebensolche aus dem Schildchen. (I. 1/16.)

Fig. 27. Oncidium amictum. Chromoplasten der Blüthe mit gelben peripherisch gelegenen Grana und Stärkekörnern. (I. 1/16.)

Fig. 28. Daucus carota. Chromoplasten mit orange-gelben und rothen Farbstoffkrystallen, theilweise Stärkekörnern, aus der Wurzel. (I. 1/16.)

Fig. 29. Id. Ebensolche aus der ergrünten Wurzel. Das Stroma hat Chlorophyll erzeugt. (I. 1/16.)

Fig. 30—31. Id. Pleochroismus der Rhomben. *PQ* die Schwingungsrichtung des polarisirten Strahles. (I. 1/16.)

Fig. 32. Hemerocallis fulva. Theil einer Blüthenzelle mit Chromoplasten. (I. 7.)

Fig. 33—34. Id. Chromoplasten aus dem Parenchym der Blüthe mit haarförmigen, gewundenen Farbstoffkrystallen, theilweise Stärkekörnen. (I. 1/16.)

Fig. 35. Id. Chromoplasten aus der Epidermis der Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 36. Id. Chromoplasten aus der Epidermis der Blüthenknospe. (I. 1/16.)

Fig. 37. Genista tinctoria. Chromoplasten der Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 38. Linum flavum. Chromoplasten der Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 39. Tydaea hybrida. Chromoplasten der Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 40. Tritoma Uvaria. Zelle aus einer Blüthenknospe mit rothen Chromoplasten. (I. 7.)

Fig. 41. Id. Zelle aus einer offenen Blüthe. Die Chromoplasten sind gelb geworden. (I. 7.)

Fig. 42. Amsinckia intermedia. Chromoplasten der Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 43. Columnea Schiedeana. Chromoplasten der Blüthe. (I. 1/16.)

Fig. 45. Thuja ericoides. Chloroplasten mit rothen Pigmenttröpfchen aus den Blättern während des Winters. (I. 1/16.)

Fig. 46. Zelle aus der Frucht von Sorbus aucuparia mit Chromoplasten. (I. 7.)

Fig. 47. Id. Chromoplasten stärker vergrössert. Die haarförmigen Farbstoffkrystalle in dichtem Gewirr durcheinander liegend. (I. 1/16.)

Fig. 48. Rosa arvensis. Chloroplasten aus einem grünen Hypanthium. (I. 7.)

Fig. 49. Id. Chromoplasten einer roth werdenden Frucht. (I. 7.)

Fig. 50. Id. Zelle aus einer nicht ganz reifen Frucht. (I. 7.)

Fig. 51. Id. Durch Wasser desorganisirte Chromoplasten. (I. 9.)

Tafel IV.

Fig. 1. Chloroplasten von Vaucheria sessilis mit Oeltropfen. (I. 1/16.)

Fig. 2. Iris germanica. Leukoplasten der Wurzel, erfüllt mit Oeltropfen. (I. 1/16.)

Fig. 3. Id. Ebensolche aus tieferen Zellen, mit Stärkekörnern. (I. 1/16.)

Fig. 4. Id. Oeltropfen der peripherischen Zellen der Wurzel, bei der Desorganisation der Leukoplasten entstanden, z. Th. sind dieselben blasenförmig. (I. 1/16.)

Fig. 5. Id. Leukoplasten an der Basis eines kurz gebliebenen Blattes. Selbe Struktur wie in Fig. 3. (I. 1/16.)

Fig. 6. Id. Leukoplasten mit Stärkekörnern aus der Basis eines jungen Blattes. (I. 1/16.)

Fig. 7. Id. Chromatophoren aus demselben Blatte in Ergrünung begriffen; die weiss gelassenen Einschlüsse bestehen aus farblosem Oel. (I. 1/16.)

Fig. 8—9. Id. Chloroplasten aus den mittleren Geweben desselben Blattes; grössere peripherische und sehr kleine im Stroma zerstreute Oeltröpfchen. (I. 1/16.)

Fig. 10. Id. Chloroplasten aus den peripherischen Zellen desselben Blattes. Oeltröpfchen alle sehr klein. (I. 1/16.)

Fig. 11. Id. Chloroplasten eines älteren Blattes. Die durch Ueberosmiumsäure braungefärbten Oeltröpfchen z. Th. viel grösser geworden. (I. 1/16.)

Fig. 12. Id. Vergilbte Chloroplasten mit zahlreichen kleinen Oeleinschlüssen. (I. 1/16.)

Fig. 13. Id. Geschrumpfter Plasmakörper der Zelle eines ganz vergilbten Blatttheils. Das Stroma der Chloroplasten ist ganz resorbirt; die Oeltröpfchen sammt dem Farbstoff zu kugeligen Tropfen verschmolzen. (I. 1/16.)

Fig. 14. Iris Pseudacorus. Chromoplasten der Blüthe. Zahlreiche grössere und kleinere Oeltropfen. (I. 9.)

Fig. 15. Durch Wasser desorganisirte Chromoplasten. (I. 9.)

Fig. 16. Id. Leukoplasten aus einer jungen Blüthenknospe. (I. 9.)

Fig. 17. Ulmus campestris. Epidermiszelle eines vergilbten Blattes. Die Leukoplasten haben Oeltröpfchen gebildet. (I. 1/16.)

Fig. 18. Id. Mesophyllzelle desselben Blattes. Die vergilbten Chloroplasten enthalten farblose Oeleinschlüsse. (I. 1/16.)

Fig. 19. Funkia cordata. Chloroplasten eines alten Blattes mit farblosen Oeleinschlüssen; grosse Oeltropfen von anderen Eigenschaften im Cytoplasma. (I. 1/16.)

Fig. 20—21. Id. Gelbe Chromatophoren eines vergilbten Blattes. (I. 1/16.)

Fig. 22. Id. Das Stroma ganz resorbirt; Oeleinschlüsse und Farbstoff zu grösseren Tropfen verschmolzen. (I. 1/16.)

Fig. 23. Rhipsalis salicornioides. Chloroplasten mit Oeleinschlüssen und Stärkekörnern. (III. 1/16.)

Fig. 24. Chloroplasten aus der Scheinknolle einer unbestimmten Orchidee. Die Oeleinschlüsse (durch Osmiumsäure gefärbt) gruppenweise geordnet.

Fig 25. Phajus grandifolius. Chloroplast aus der Rinde der Scheinknolle. Die Oeleinschlüsse durch Osmiumsäure gefärbt, im Randtheile beinahe ganz fehlend. (I. 1/16.

Fig. 26. Id. Leukoplasten der Epidermis der Scheinknolle mit Oeleinschlüssen. (I. 1/16.)

Tafel V.

Fig. 1. Plagiochila asplenioides. Stück des Blattes. Epistrophe. (I. 7.)

Fig. 2. Id. Id. Apostrophe. (I. 7.)

Fig. 3. Id. Stück eines ganz jungen Blattes. (I. 7.)

Fig. 4. Id. Zelle aus der Mitte des Stengels. (I. 7.)

Fig. 5—6. Striatella unipunctata. Vor (5) und nach (6) der Erschütterung. (I. 7.)

Fig. 7—8. Rhipidophora elongata. Vor (7) und nach (8) der Erschütterung. (I. 7.)

Fig. 9—10. Atrichum undulatum. Zelle der Blattbasis. Epistrophe (9) und Apostrophe (10). (I. 7)

Fig. 11—12. Id. Zellen des oberen Theils des Blattes. Epistrophe (11) nnd Apostrophe (12). (I. 7.)

Fig. 13—15. Padina Pavonia. Epistrophe, Apostrophe und Systrophe. (I. 7.)

Fig. 16. Chylocladia sp. Papillenartige Zelle einer Diaphragma. (I. 7.)

Fig. 17. Nitophyllum laceratum. Thalluszelle. Die Florideenstärke nur um die Zellkerne vorhanden. (I. 7.)

Nachträgliche Zusätze.

Zu S. 35. Die seit dem Druck ausgeführte Untersuchung mehrerer Ectocarpeen zeigte mir, dass manche Formen nicht stab- oder bandförmige Chromatophoren, sondern vielmehr solche von rundlicher oder eingeschnürter Gestalt, wie sie den höheren Phaeophyceen ausnahmslos zukommen, besitzen. Bei manchen Arten sind beiderlei Gestalten im selben Faden vereinigt, — gestreckte in den langen, rundliche in den niedrigen Zellen.

Zu S. 74 ff. Ich habe seitdem das Kapitel über die Pyrenoide geschrieben wurde, Gelegenheit gehabt, in Antibes neue Beobachtungen über diese Gebilde anzustellen, wobei ich mein Augenmerk hauptsächlich auf die von mir bisher nur wenig und mit unsicheren Resultaten untersuchten Florideen und Diatomeen leitete. Meine Untersuchungen über die Diatomeen sind noch nicht abgeschlossen und werden später mit Figuren an anderem Orte veröffentlicht werden. Von Florideen habe ich nur zwei pyrenoidführende Arten, nämlich Bangia ceramicola und Chantransia secundata untersuchen können.

Bei Bangia ist es mir gelungen, an vielen lebenden Zellen mit grösster Deutlichkeit festzustellen, dass das Pyrenoid regelmässig eckige Umrisse besitzt. Pikrinalkohol bedingt Aufquellen oder Auflösen der Pyrenoide; wenn das Reagens aber eben zu wirken anfängt, tritt die eckige Gestalt sehr schön zum Vorschein. Jodwasser bedingt ein Rundlichwerden der Pyrenoide und das Auftreten einer feinkörnigen oder vacuoligen Struktur.

Ganz ähnliche Resultate ergab eine bei Antibes sehr häufig wachsende Chantransia, die ich als Ch. secundata bestimmt habe. Die Chromatophoren sind hier nicht sternförmig, wie es Schmitz für die von ihm untersuchten Arten angiebt, sondern röhrenförmig, mit unregelmässig zackigem Rande. Die Contouren des Pyrenoids sind manchmal, da dasselbe sich in seiner Lichtbrechung kaum von dem Chromatoplasma unterscheidet, sehr wenig scharf. In sehr dünnen, zarten Chromatophoren gelang es 'mir jedoch häufig, die Gestalt als eine sehr regelmässig sechseckige zu erkennen. Die haarförmigen Zweigenden besitzen sehr reducirte farblose Chromatophoren mit kleinen, ebenfalls sechseckigen Pyrenoiden. Die Wirkung des Pikrinalkohols ist eine ähnliche wie bei Bangia und Reagentien überhaupt modificiren das Pyrenoid in tiefgreifender Weise.

Für Bangia und Chantransia scheint mir, nach dem Gesagten, die Krystallnatur des Pyrenoids kaum einem Zweifel zu unterliegen.

Zu S. 198. Von Fisch ist soeben (Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XLII) der Nachweis geliefert worden, dass die Stärkekörner von Chilomonas durch Leukoplasten erzeugt werden. Dadurch ist die Wahrscheinlichkeit, dass es sich bei Chlamydomonas ebenso verhält, noch bedeutend grösser geworden.

Berichtigungen.

S. 20, Zeile 1 v. u. statt: „der einfachsten“ lies „der vegetativ einfachsten“.
S. 21, Zeile 9 v. u. statt: „die eigentlichen Nemalieen“ lies „Chantransia“.
S 26, Zeile 3 v. o. ist „und Fucaceen“ zu streichen.
S. 32. Anmerkung. Statt „übersichtlich“ lies „tabellarisch“.
S. 102, Zeile 7 v. o. statt „Chromoplasten“ lies „Chloroplasten“.

Sphaerosoma fragile,
ein unterirdisch wachsender Discomycet.

Von

Dr. R. Hesse.

Hierzu Tafel VI. Fig. 1—6.

Die kleine, nur zwei Species umfassende, durch Klotzsch[1]) begründete und von demselben zu den Hymenomycetibus octosporis gestellte Gattung Sphaerosoma wurde durch Corda[2]) in die Tuberaceen aufgenommen, nachdem derselbe ihre bereits durch Klotzsch muthmaasslich ausgesprochene Verwandtschaft mit Genea für zutreffend erachtet hatte. Berkeley und Broome[3]) führten sie gleichfalls unter den Tuberaceen auf, aber nicht mehr wie Corda neben Genea, sondern zwischen Hydnotria und Pachyphloeus. Tulasne[4]) dagegen erkannte in ihr ein der Gattung Rhizina verwandtes Genus und brachte sie deshalb zu den Discomyceten.

Aus den Beschreibungen und Abbildungen, welche die genannten Autoren von Sphaerosoma fucescens Kl. und Sphaerosoma ostiolatum Tul. geben, geht zunächst unzweifelhaft die Thatsache hervor, dass ihren Fruchtkörpern weder venae lymphaticae noch externae

---

1) Klotzsch, in Dietr. fl. germ. 467.

2) Corda, Anleitung zum Studium der Mycologie, p. 109. — Ders., Icon. fung. I—V, p. 27.

3) Berkeley und Broome, Ann. and mag. of Nat. Hist. XVIII, 79.

4) Tulasne, fung. hypog., p. 184.

zukommen, und dass die sporenbildenden Schläuche, zu einem Hymenium vereinigt, mit ihren Kopfenden der Aussenseite des fleischigen Fruchtkörpers zugekehrt lagern. Bezüglich des Vorkommens einer Peridie differiren die Angaben. Corda resp. Zobel[1]) giebt für beide Arten ein Peridium tenuissimum an, Tulasne[2]) nennt das Receptaculum nackt. Erwägt man, dass zu der ersteren Angabe zweifellos die ein Stück über die Sporenschläuche hervorragenden, keulenförmig endigenden und sehr dicht stehenden Paraphysen Veranlassung gegeben haben, weil etwas anderes als diese an der Aussenseite des reifen Fruchtkörpers nicht vorhanden ist, so muss man das Fehlen einer Peridie am Fruchtkörper beider Arten als Thatsache hinstellen.

Diese Strukturverhältnisse des Fruchtkörpers entfernen beide Arten sowohl von den typischen als nicht typischen Tuberaceen, deren Charakter einmal in der knolligen Beschaffenheit ihrer meist fleischigen und meist geaderten Fruchtkörper und dann vornehmlich darin besteht, dass eine ringsgeschlossene, die einzelnen asci oder das ascusführende Hymenium von der Aussenwelt abschliessende Peridie vorhanden ist. Selbst das genus „Hydnobolites“, welches den einfachsten Typus einer Tuberacee vorstellt, besitzt ein deutlich entwickeltes, die Sporenschläuche einschliessendes Peridialgewebe, und auch den Gattungen der nicht typischen Tuberaceen, welche den Uebergang zu den Discomyceten vermitteln, fehlt niemals die Peridie, wie die Fruchtkörper der Gattungen „Hydnotria, Genea, Cryptica und Hydnocystis“ beweisen.

Da nun für die Discomyceten die Lage des Hymeniums auf der freien Fläche der reifen Sporenfrucht das charakterische und zugleich ihr trennendes Merkmal von den Tuberaceen ist, so kann die perithecienlose Gattung Sphaerosoma innerhalb des heute Geltung habenden Pilzsystems gar keinen anderen Platz als unter den Discomyceten angewiesen erhalten. Auch scheint es mir unzweifelhaft, dass sie in die Nähe der Gattung Rhizina, wie Tulasne meint, zu placiren ist. Denn in der fleischigen Beschaffenheit der Pflanzendejecta bewohnenden Sporenfrucht, in der Struktur des Discus oder Hymeniums und in der Befestigungsart der Sporenfrucht

1) Corda, Icon. fung., T. VI, p. 52 und 53.
2) Tulasne, fung. hypog. p. 184.

an das Substrat durch wurzelähnliche Fibrillen stimmt Sphaerosoma mit Rhizina im Wesentlichen überein. In der Form der Sporen freilich sowie in der Struktur der Sporenmembran beider Gattungen besteht keine Aehnlichkeit. Aber derartige Differenzen müssen ja Gattungseigenthümlichkeiten bedingen, eine Homogenität auch in diesen Dingen würde sämmtliche Sphaerosoma- und Rhizinaspecies in eine einzige Gattung vereinigen.

Was nun die durch Corda resp. Zobel und Tulasne aufgeführten Unterschiede beider Sphaerosomaspecies[1]) betrifft, so liegen dieselben in den Gestaltungsverhältnissen der Sporenfrucht und zwar darin, dass die Sporenfrucht der Tulasne'schen Art im Innern mehr oder weniger ausgehöhlt und am Scheitel ähnlich wie Genea mit einem ostiolum versehen, während Sphaerosoma fucescens Kl. meist solid und am Scheitel stets geschlossen ist. Diese scharfen, auffallenden Gestaltungsunterschiede der Sporenfrucht zweier, in dem Bau und der Anordnung ihrer Hymenien, in der Form und Grösse ihrer Sporen sowie in der Struktur der Membran dieser Reproductionsorgane so gut wie vollständig übereinstimmenden Sphaerosomaspecies, welche Zobel[2]) veranlassten, zwei neue Gattungen „Sphaerozone und Sphaerozosma“ aus dem kleinen genus Sphaerosoma zu bilden, werden etwas abgestumpft durch Vorkommnisse an der Sporenfrucht einer dritten, noch unbeschriebenen, in der Umgebung Marburgs unter Buchen hypogäisch vegetirenden Sphaerosomaart, welche ich der Zerbrechlichkeit ihrer reifen Sporenfrucht wegen „Spaerosoma fragile“ nennen will. Der speciellen Namhaftmachung dieser Vorkommnisse geht zweckmässig erst die allgemeine Beschreibung dieses Pilzes vorauf. Doch bemerke ich, dass ich bisher nicht nach den diesem Pilze höchst wahrscheinlich zukommenden Sclerotien gesucht und auch nicht die Ascosporen auf ihre Keimfähigkeit geprüft habe.

Gleich vielen Pezizen, die an einmal aufgefundenen Orten ihrer Vegetation z. B. an wohlgemerkten Plätzen des Waldbodens nicht alljährlich, sondern meist erst im dritten oder vierten Jahre nach ihrem letzten Auftreten wiederkehren, verhält sich auch Sphaerosoma

---

1) Corda, Icon. fung., T. VI, p. 52 und Tulasne, fung. hypog., p. 184.
2) Zobel in Corda's Icon. fung., T. VI, p. 52.

fragile. In einem Jahre tritt es überraschend häufig auf, in dem darauf folgenden sucht man nach seiner Sporenfrucht vergebens, wenigstens an den Stellen, wo man dieselbe jahrszuvor gesehen hat und darum sicher zu finden meint. Solche Stellen sind die feuchten, nur in heissen Sommern trocken werdenden, oft zusammengebackenen Buchenlaubmassen, die in muldenartigen Vertiefungen des Waldbodens unter Schichten oder Haufen zahlreicher, später als diese Laubmassen abgefallener und in die Mulden durch Wind getriebener Buchenblätter in einer Tiefe von 10—20 cm lagern. Nicht wie viele Hypogaeen bewohnt dieser Discomycet also die eigentliche, von den feinsten Wurzeln der Buchen etc. durchzogene Humusschicht des Waldbodens, sondern wie Melanogaster variegatus Tul. das Backwerk von Blättern, über welchen weniger dicht gehäufte Laubmassen als eine das Verdunsten der Feuchtigkeit hindernde Decke vorhanden sind, was bei dem Suchen nach diesem Pilze wohl zu berücksichtigen ist. Man findet deshalb als Gesellschafter dieses Pilzes nicht selten die erwähnte Melanogasterart vor, ausserdem sehr häufig an langen, bindfadendicken Mycelsträngen hängende, erbsengrosse, weisse Fruchtkörperanlagen von Phallus impudicus L., welche später über die Laubdecke hinauswachsen, ferner Hydnobolites cerebriformis Tul. und den von mir bei anderer Gelegenheit schon öfters namhaft gemachten Pilz „Tuber puberulum Berk. et Broome“.

Die wurzelähnlichen Fibrillen, durch welche die Sporenfrucht an Buchenlaubaggregate befestigt ist, lassen sich mit unbewaffnetem Auge deutlich als bräunliche Fäden erkennen. Unter dem Mikroskop betrachtet stellen sie breite, bandartige bis straffe Hyphen vor (Taf. VI, Fig. 1), die durch zahlreiche Querwände in verschieden lange Zellen getheilt und oft gabelig verzweigt sind. In der Jugend sind diese Fäden hellbraun gefärbt, und der Inhalt ihrer einzelnen Zellen ist ein reichliches, ziemlich grobkörniges, von Oeltröpfchen durchsetztes Protoplasma. Ihre Membran ist zart und glatt, niemals mit Kalkoxalat besetzt. Aelter geworden verdickt sich ihre Membran nicht nur, sondern erhält deutliche Schichtung, ausserdem nimmt sie eine tiefrothbraune Farbe an und erinnert dann an die gleichfalls geschichtete und rothbraun gefärbte Membran der Capillitiumfasern von Schizostoma laceratum Fr.

Die mit den beschriebenen Fibrillen in inniger Verbindung stehende, von denselben und auch von dem Substrat nur mit Gewalt zu trennende Sporenfrucht (Taf. VI, Fig. 2) zeigt stets die braune Farbe der Fibrillen und ist also im Gegensatz zu der Sporenfrucht des Sphaerosoma fucescens Kl. niemals weiss. Sie erreicht in den meisten Fällen etwa die Grösse einer Maulbeere, oft auch nur die einer mittelgrossen Himbeere. Sie ist niemals gestielt, sondern sitzt dem Substrat platt auf. Ihre Form ist unregelmässig höckerig und entspricht etwa der einer ein wenig von oben nach unten zusammengedrückten Maulbeere. Die einzelnen, zahlreichen, auf der freien Fläche der Sporenfrucht sich zeigenden Höcker sind durchschnittlich so gross, wie die einzelnen Beerchen des genannten Fruchtstandes. Ein ostilium am Scheitel der Sporenfrucht wie bei Sphaerosoma ostiolatum Tul. ist nicht einmal andeutungsweise vorhanden. — Die Consistenz der Sporenfrucht ist fleischig, weich, hat aber durchaus nichts gallertiges, tremellinaartiges, wodurch man sie im Walde von den unter Buchenlaub auf faulenden Holzstückchen ziemlich häufig vorkommenden, ähnlich gefärbten Tremellinen unterscheiden kann. Durchschneidet man die Sporenfrucht in horizontaler Richtung, so zeigt sich, dass die Höckerchen nicht vollständig solid, sondern im centralen Theile hohl sind, es entsteht das Bild einer am Rande gekammerten Scheibe ähnlich der Gleba der Hymenogastreen (Taf. VI, Fig. 3). Reif geworden ist die Sporenfrucht so zerbrechlich, dass sie sich beim Anfassen in Bruchstücke spaltet. Es trennen sich die Höckerchen einzeln oder paarweise, oft auch zu drei und mehr von dem unter ihnen gelegenen, aus zartem Pseudoparenchym bestehenden Gewebe (Excipulum) los, Fetzen desselben mit sich nehmend.

Das unter dem Discus gelegene Excipulum der Sporenfrucht (Taf. VI, Fig. 4E) setzt sich aus einem zartzelligen Pseudoparenchym zusammen. Die einzelnen Zellen desselben sind geräumig und zwar um so geräumiger, je weiter sie von dem Discus entfernt liegen. Ihre Membran ist sehr zart, durchsichtig und bräunlich gefärbt, als Inhalt führen sie Spuren von Protoplasma. In nicht wenigen Fällen wird das Excipulum die Wohnstätte zahlloser Infusorien, die ganze Gewebspartien zerstören und zum Zerfall der Sporenfrucht in die Höckerchen zweifellos beitragen.

Der **Discus** oder das **Hymenium** grenzt die Sporenfrucht nach aussen ab, keine Stelle derselben, weder die Höckerchen noch die zwischen denselben gelegenen Vertiefungen freilassend. Es besteht der Discus aus sporenbildenden Schläuchen und Paraphysen (Taf. VI, Fig. 4D). Letztere sind viel zahlreicher als die asci vorhanden und überragen dieselben durchschnittlich um die Hälfte einer Ascuslänge. Einzeln betrachtet erscheinen die Paraphysen fast farblos, Haufen derselben zeigen eine hellbraune Färbung. Ebenso verhalten sich die asci. Die sehr dicht neben einander und zwischen den ascis stehenden Paraphysen (Taf. VI, Fig. 4p) endigen stumpfkeulenförmig, verjüngen sich nach der Basis zu und sind durch Querwände durchschnittlich in 5 Zellen getheilt, deren Membran ausserordentlich zart ist; innerhalb jeder einzelnen Zelle ist mit etlichen Oeltröpfchen durchsetztes Protoplasma vorhanden, am meisten davon führt die keulenförmig geschwollene Endzelle. — Die asci (Taf. VI, Fig. 4 a) sind ihrer Länge nach gleich dick, nur nach der Basis zu etwas verschmälert, und die Basis selbst ist meist schuhartig verbreitert (Taf. VI, Fig. 5 s). Selten sind die asci gekrümmt. Ihre Membran ist zart und niemals gallertig verdickt. Aus dem mit fettem Oel durchsetzten protoplasmatischen Inhalte der asci entstehen simultan durch freie Zellbildung 5—8, meist 6 Sporen; wo 8 Sporen in einem ascus angetroffen werden, ist eine von ihnen nicht selten um die Hälfte kleiner als jede der übrigen sieben. Fast durchweg sind die Sporen innerhalb des ascus in eine Reihe gestellt, nur in den stark gekrümmten ascis beobachtet man zuweilen eine Abweichung von der Regel. Der Durchmesser derselben beträgt ca. 20 μ und ihre Form ist, abgesehen von den Höckern des Exospors, vollkommen kugelig. Jung zeigen die Sporen eine fast farblose Membran, die ein sehr feinkörniges Protoplasma umgiebt, später verdickt sich die Haut und sondert sich in ein zartes Endospor und ein mit zahlreichen, dicken, stumpfen, durchsichtigen Fortsätzen (Höckerchen) besetztes, zuerst hell- dann schwarzbraun gefärbtes Exospor (Taf. VI, Fig. 6).

In der Gestalt und Anordnung der asci und Paraphysen, in der Grösse und Form der Sporen, sowie endlich in der Struktur und Farbe des Exospors bestehen zwischen Sphaerosoma fragile und den beiden Eingangs genannten Sphaerosomaarten so gut wie keine

Differenzen. Wodurch der beschriebene Pilz aber die Besonderheiten der Sporenfrucht dieser beiden Discomyceten weniger auffallend erscheinen lässt und was ihn als eine neue Art kennzeichnet, liegt darin, dass seine Sporenfrucht wie die von Sphaerosoma ostiolatum Tul. im Innern Hohlräume besitzt, ohne jemals am Scheitel mit einem ostiolum versehen zu sein und andererseits wie die von Sphaerosoma fucescens Kl. am Scheitel sich stets geschlossen zeigt, ohne im Innern vollständig solid zu erscheinen. Als eine Folge des Hohlseins der Höckerchen des dem Substrat platt aufsitzenden Receptaculums dieses Pilzes ist als eine weitere Specieseigenthümlichkeit schliesslich die grosse Zerbrechlichkeit der Sporenfrucht, das Spalten in Fragmente zur Zeit der Reife zu betrachten.

Figuren-Erklärung.

Taf. VI. Fig. 1—6.

Fig. 1. Bandartige Fibrillen, die die Sporenfrucht an das Substrat befestigen. Bei *aa* deutliche Schichtung der Membran. Vergr. 450f.

Fig. 2. Sporenfrucht in natürlicher Grösse, Höckerchen und grubige Vertiefungen ihrer Oberfläche zeigend.

Fig. 3. Eine in horizontaler Richtung durchschnittene Sporenfrucht; vier Höckerchen zeigen im Innern je einen Hohlraum. Nat. Grösse.

Fig. 4. Discus (*D*) der Sporenfrucht und das unter demselben gelegene Excipulum (*E*). Vergr. 450.

aa Asci mit Sporen.

pp Paraphysen.

Fig. 5. Ein junger und ein älterer Ascus, jeder seine Insertionsstelle zeigend; bei *s* schuhartige Verbreiterung des basalen Theiles des älteren ascus. Vergr. 500f.

Fig. 6. Drei mit Höckerchen besetzte Sporen. Vergr. 650f.

Octaviania lutea,

eine neue Hymenogastreenspecies.

Von

Dr. R. Hesse.

Hierzu Tafel VI. Fig. 7—9.

Von den durch Corda als Octaviana carnea, Stephensii und carotaecolor beschriebenen Pilzarten wurde erstere durch Wallroth[1]) als Hydnangium carneum, die zweite durch Berkeley[2]) als Hydnangium Stephensii und die dritte als Hydnangium carotaecolor durch Berkeley und Broome[3]) der Gattung Hydnangium überwiesen. Die durch Vittadini, den Begründer der Gattung Octaviana, als „Octaviana variegata, ambigua, odoratissima, sarcomelas, rubescens und aurea“ namhaft gemachten Species haben sämmtlich ihren Platz unter der Gattung Melanogaster gefunden, nur Octaviana asterosperma Vitt. bildet gegenwärtig mit einer sehr zweifelhaften, durch Tulasne[4]) als Octaviana compacta bezeichneten Form die Gattung Octaviania. Von letzterer Hypogaee sagt Tulasne, dass sie die sterile Basalportion mit O. asterosperma Vitt. gemein hat, sonst aber sehr von dieser Art abweicht und dass sie viel eher der Gattung Hydnangium unterzuordnen sei, wenn nicht die Beschaffenheit ihres Myceliums der der Hysterangiumarten gleich käme.

---

1) Wallroth in Dietr. Fl. p. 465.
2) Berkeley in Ann. and Magaz. of Nat. Hist. XIII et XVIII.
3) Berkeley et Broome in Ann. and Magaz. XIII, p. 351.
4) Tulasne, fung. hypog. p. 79.

Meines Wissens ist dieser Pilz in Deutschland bisher nicht beobachtet worden, wohl aber Octaviana asterosperma Vitt., und zwar in nicht wenigen Fällen.[1]) Besonders häufig tritt sie in der Provinz Hessen in Gesellschaft mit Melanogaster variegatus Tul., Hysterangium rubricatum Hesse und Hyst. clathroides Vitt. unter Buchenlaub in der humosen Schichte des Waldbodens auf. Ein noch unbeschriebener Schmarotzer, ein Verwandter des als Saprophyt auf faulenden Hymenomyceten, besonders Boletusarten ungemein häufig anzutreffenden Sepedonium chrysospermum Fr. (Hypomyces chrysospermus) sucht Octaviana asterosperma Vitt. gern heim und führt oft durch seine eigelben, in zahlloser Menge gebildeten Reproductionsorgane zu dem Auffinden der Fruchtkörper dieser Hypogaee. Ausser Octaviania asterosperma Vitt. kommen nun aber in Hessen einige distincte Octavianiaarten vor, von denen zunächst die am häufigsten sowohl in Ober- als Niederhessen auftretende Species beschrieben werden soll. Ich will dieselbe der gelben Farbe ihrer reifen Gleba wegen „Octaviania lutea“ nennen.

Das weisse, etwas flockige Mycelium dieses Pilzes ist auf ziemlich weite Strecken unter abgefallenem Buchenlaube innerhalb der eigentlichen Humusschichte des Bodens älterer, mehrmals durchforsteter Waldungen meist in Gesellschaft der Mycelien anderer Hymenogastreen verbreitet. Wie das der verwandten O. asterosperma Vitt. besteht es aus dünnen, etwas bandartigen, septirten und reich verästelten Hyphen, deren Membran fast bis zum Schwinden des Lumens der Hyphen gallertig verdickt erscheint. Besonders charakterisch ist das Vorkommen von Queranastomosen sowie der Mangel grösserer Mengen oxalsauren Kalkes auf der Membran der Hyphen und das Fehlen der Schnallenzellen. Die Zweige der oft wellenförmig geschlängelten Fäden stehen in der Regel nahezu rechtwinkelig von ihren Trägern ab und endigen stumpf. Sehr häufig vereinigen sich die Mycelfäden zu dünnen oder stärkeren Strängen, und derartige Hyphenverbände findet man namentlich an der Basis des Fruchtkörpers; durch sie ist das Mycelium mit dem Fruchtkörper und

1) Vergl. meine Abhandlung über Leucogaster in den Pringsheim'schen Jahrbüchern, Bd. XIII, Heft 2; desgl. G. Winter, Dr. L. Rabenhorst's Cryptogamenflora, Bd. I, 13. Lief., p. 878 sub num. 2605.

zwar mit der Peridie desselben verbunden. Eigentliche über die Peridienoberfläche verlaufende Seilchen fehlen dem Fruchtkörper. Während man Mycelium des Pilzes schon in dem Monate Juni antrifft, werden Fruchtkörper, deren ein kräftig vegetirendes Mycelium durchschnittlich 3—4 erzeugt, meist erst Ende Juli und später gebildet. Dieselben lagern in geringen Abständen von einander und sind in der Jugend von schneeweisser Farbe; älter geworden nehmen sie eine nicht näher zu bezeichnende Schmutzfarbe an, die hier und da durch einzelne helle, weissliche Stellen unterbrochen ist. Aeltere Fruchtkörper werden oft rissig, jüngere sind, abgesehen von der etwas flockigen Beschaffenheit der Peridienoberfläche, stets glatt. Die Form der Fruchtkörper ist rundlich, nierenförmig oder ganz unregelmässig. Ebenso variabel als die Form sind die Grössenverhältnisse der Fruchtkörper. Meist begegnet man haselnussgrossen Individuen, hühnereigrosse Exemplare, wie solche O. asterosperma Vitt. öfters erzeugt, habe ich bisher nicht aufgefunden, das grösste Exemplar, welches ich sah, zeigte den Umfang eines Borsdorfer Apfels. Ein deutlich wahrzunehmender, specifischer Geruch ist den Fruchtkörpern dieser streng hypoäisch lebenden Pilzart nicht eigen, und daher rührt es wohl auch, dass Schnecken und Insekten viel seltener auf und in ihnen beobachtet werden als auf den Fruchtkörpern der Vittadini'schen Species, welche die genannten Thiere durch ihren starken, etwas süsslichen Geruch oft in Menge heranlocken. Gleich O. asterosperma Vitt. ist der in Rede stehende Pilz essbar und sehr wohlschmeckend, und demnächst anzustellende Zubereitungs- und Conservirungsversuche werden darüber zu entscheiden haben, ob diese in Deutschland, besonders in Hessen so gemein vorkommenden und leicht aufzuspürenden Octaviania-Species nicht eine ähnliche Verwendung wie die französischen Trüffeln finden können, für welche bekanntlich alljährlich enorme Summen Geldes aus Deutschland nach Frankreich wandern. Beide Octaviania-Species können in den Monaten Juli, August und September in grossen Mengen in den lichten Buchenwäldern der Umgebung Altmorschens,

1) Der feine, den Wohlgeschmack des Pilzes andeutende Geruch der reifen Fruchtkörper von Octaviania asterosperma ist nach Vittadini „basilikumartig", mich erinnert derselbe sehr an den ammoniakalischen Geruch des durch Kalkmilch geschiedenen Saftes in den Zuckerfabriken.

Spangenbergs, Marburgs etc. gesammelt werden. Unter Eichen findet man dieselben zwar auch, aber viel seltener vor, was einigermaassen Wunder nimmt, da Vittadini und Tulasne O. asterosperma fast ausschliesslich in Eichenwäldern angetroffen haben.

Am Licht und durch das Anfassen färben sich die Fruchtkörper, so lange sie nicht vollständig ausgereift sind, zunächst rosa und weiterhin kirschroth, wodurch man schon im Walde die Species von der am Licht stets hell- bis blaugrün werdenden O. asterosperma Vitt. leicht unterscheiden kann. Durchschneidet man einen jugendlichen Fruchtkörper, so erscheint der Querschnitt schneeweiss, die Schnittfläche eines älteren, vollständig ausgereiften Fruchtkörpers besitzt eine glänzende, fast goldgelbe Farbe, die auch die in Spiritus conservirten Fruchtkörper beibehalten. Die Consistenz jüngerer und älterer Exemplare ist im Allgemeinen fleischig, die jüngeren sind aber viel weicher und brüchiger als die reifen, mit glänzenden, etwas knorpeligen Glebawänden ausgestatteten Fruchtkörper. Eine sterile Basalportion, wie sie die noch nicht ganz zur Reife gelangten Fruchtkörper von O. asterosperma Vitt. erkennen lassen und welcher bisher der Werth eines Gattungsmerkmals zuerkannt wurde, ist höchstens andeutungsweise vorhanden, dagegen herrscht bezüglich der gekammerten Gewebemasse insoweit Uebereinstimmung, als bei beiden Arten die im centralen Theile des Fruchtkörpers gelegenen Lakunen durchschnittlich geräumiger als die in der Nähe der Peridie befindlichen sind. Auch die unregelmässige, längliche Form der Kammern ist nahezu bei beiden Arten dieselbe, im Uebrigen bestehen gerade hinsichtlich der Gleba, wie bei Beschreibung derselben des Näheren mitgetheilt werden soll, wesentliche Differenzen. Was von den Fruchtkörpern der O. lutea den Angriffen der Schnecken und Insekten entgeht, trocknet entweder ein oder wird bei anhaltend feuchtem Wetter das Substrat für Saprophyten.

Die überall geschlossene Peridie (Taf. VI, Fig. 7 p) des reifen Fruchtkörpers ist ca. 0,5—0,8 μ dick und lässt sich nicht wie eine Haut von der Gleba abziehen, wenigstens nicht so leicht und vollständig, wie die der Hysterangiumarten. Sie besteht aus zumeist in der Richtung der Oberfläche des Fruchtkörpers verlaufenden Hyphen, welche im Wesentlichen, namentlich in der Art ihrer Ver-

zweigung mit den Mycelfäden übereinstimmen, aber breiter als jene sind und eine zarte, nicht oder kaum verdickte Membran besitzen. Sie sind wirr durcheinander gewoben und verflochten, immerhin ist aber ihre Vereinigung keine sehr innige, am innigsten ist dieselbe bei den unmittelbar an die Gleba stossenden Hyphen, welche die gelbliche Farbe der Kammerwandfäden besitzen. Die den Fruchtkörper nach aussen abgrenzenden Peridialhyphen sind anfänglich weiss; später, unter dem Mikroskop betrachtet, roth- bis dunkelbraun gefärbt; sie entsenden nach aussen kurze, stumpfendigende Zweiglein, die das Flockige der Peridie resp. des Fruchtkörpers bedingen. — Die Wand getrockneter Fruchtkörper ist durchaus glatt, nicht gerunzelt und lässt sich von der Gleba nicht sondern.

Die Gleba (Taf. VI, Fig. 7 Gl) des Fruchtkörpers zeigt reich und oft wendeltreppenartig gewundene, glänzende Kammerwände, welche nahezu um die Hälfte schmäler als die der Vittadinischen Species sind. Sie sind im Gegensatz zu den weisslich gefärbten Glebawänden der verwandten Art gelb — oft etwas orangegelb — gefärbt und verzweigen sich meist dichotom. Ihre engen Windungen gewähren für die Lakunen nur mässig grossen Raum, doch finden sich besonders im centralen Theile des Fruchtkörpers auch geräumigere Kammern vor. Sie sind ohne Mühe spaltbar und setzen sich aus dünnen, septirten und verzweigten Hyphen zusammen. Eine Trama ist sehr deutlich entwickelt, und von ihr entspringen die palissadenartig gestellten Hymenialhyphen. Die Form der anfänglich leeren, schliesslich beinahe gänzlich mit Sporen ausgestopften Kammern erscheint auf dem Querschnitt selten rundlich oder oval, sondern länglich und unregelmässig, nicht selten wie eine Sichel mit in der Richtung nach der Schneide verlängert gedachtem Stiele. Das ganze Kammersystem hat grosse Aehnlichkeit mit dem der Rhizopogonfruchtkörper. Die Anlage der Kammern und der Hymenien in denselben erfolgt, wenn der Fruchtkörper etwa die Grösse eines Viciasamens erreicht hat, und zwar werden sie zunächst in dem der Peridie angrenzenden Glebatheile gebildet. Es lässt sich diese Thatsache am reifenden Fruchtkörper sogar mit unbewaffnetem Auge nachweisen, insofern das Colorit des in der Nähe der Peridie befindlichen Glebatheiles durch die früher entstandenen, sich schon gelblich färbenden, die Kammern ausstopfenden Sporen

einen dunkleren Ton als die centrale Partie der Gleba besitzt, in welcher die Sporen später angelegt werden und deshalb, wenigstens zum grössten Theile, am reifenden Fruchtkörper noch ungefärbt sind. Was den Modus der Kammernanlage sowie die Entwickelung der Gleba überhaupt betrifft, so genügt es, auf die für die Hymenogastreen bekannten Dinge zu verweisen[1]), besonders hervorzuheben ist nur das Factum, dass wie bei O. asterosperma Vitt. die Hymenialhyphen als ziemlich kurze und septirte Gebilde entwickelt werden.

Das die Kammerräume abgrenzende Hymenium formirt sich aus den Aesten (Basidien) der wenig verlängerten Tramahyphen und gleich zu beschreibenden Sporen. Paraphysen und Cysten sind nicht vorhanden. Die Basidien (Taf. VI, Fig. 8 u. 9) haben meist eine keulenförmige oder cylindrische Gestalt und sind septirt. Mitunter zeigen die Basidien über der obersten Querwand eine dicke, seitliche Ausstülpung, wie Fig. 9c zeigt. Reichliches, mit Oeltröpfchen durchsetztes Protoplasma erfüllt sie kurz vor der Sporenbildung, welche in der Weise erfolgt, dass zunächst auf der Scheitelpartie jeder Basidie 4 Sterigmen entstehen, die gut die Länge des Durchmessers einer reifen Spore erhalten. Als knopfförmige Anschwellungen der Sterigmen werden alsdann die Anfänge der Sporen sichtbar. Diese Anschwellungen nehmen, sich vergrössernd, eine ovale und später die Kugelform an. Sobald sie von den Sterigmen gesondert und also die Sporen gebildet sind, verdickt sich die Sporenmembran und differenzirt sich in ein gelblich werdendes, bestacheltes[2]) Exospor und ein farbloses Endospor, welches einen protoplasmatischen Inhalt umschliest. Der Durchmesser der kugeligen Sporen beträgt 12—14 μ. Bis auf die Farbe der reifen Sporen, welche bei der Vittadini'schen Art dunkelbraun bis schwarzbraun ist, stimmen die Reproductionsorgane beider Arten vollständig überein, wie überhaupt das auf das Hymenium beider Species Bezügliche nur geringfügige Unterschiede erkennen lässt.

---

1) Vergl. meine Abhandlung über Hysterangium rubricatum in den Pringsheim'schen Jahrbüchern, Bd. XV, Heft 4.

2) Durch die kurzen, an der Basis breiten Stacheln der Sporenmembran, die man besser als Dornen bezeichnen könnte, unterscheidet sich diese Species von sämmtlichen Hydnangiumarten, deren Sporen ein mit an der Basis schmalen und sehr spitzen Fortsätzen (Stacheln) besetztes Exospor besitzen.

Die Geruchlosigkeit des Pilzes, die bei Zutritt des Lichtes auftretende röthliche Färbung der unreifen Fruchtkörper, die gelben, schmalen, reich und eng gewundenen Glebawände, sowie endlich die gelbe Farbe der Sporen unterscheiden Octaviania lutea zur Genüge von der Vittadini'schen Art.

Figuren-Erklärung.

Taf. VI. Fig. 7—9.

Fig. 7. Stück eines Querschnittes durch den Fruchtkörper von Octaviania lutea. 80f. Vergr.

P Peridie, sich in die Gleba (*Gl*) fortsetzend.

a—a äussere Peridialhyphen, unter dem Mikroskop rothbraun gefärbt erscheinend; bei *h* flockige Zweige darstellend.

c an die Gleba stossende Peridialhyphen, gelblich gefärbt.

Gl Gleba.

k k Kammerwände der Gleba (die punktirten Linien geben die Grenzen tiefer oder höher gelegener Kammerwände dieses Glebatheiles an).

Fig. 8. Hymenium (noch jung). 450f. Vergr.

b Basidien (septirt).

s 3 Sporen mit dornigem Exospor.

t septirte Tramahyphen.

Fig. 9. Einige Basidien; bei *c* die dicke Ausstülpung oberhalb der Querwand der Basidie.

Die mechanischen Scheiden der Secretbehälter.

Von

Dr. M. Möbius.

Hierzu Tafel VII.

Unter dem Namen Secretbehälter fasst man die verschiedenen Gewebeformen in der Pflanze zusammen, welche zur Aufnahme der Ausscheidungen aus dem aufbauenden Stoffwechsel dienen; seien es nun Drüsen oder schlauchförmige Zellen oder Intercellulargänge irgend welcher Art. Ihre anatomische Struktur und ihr Auftreten in den verschiedenen Pflanzengattungen sowie die chemische Natur des Secrets ist vielfach Gegenstand der Untersuchung und Beschreibung gewesen; noch sehr gering aber ist unsere Kenntniss von dem Ursprung und der physiologischen Bedeutung der Secrete.

„Es ist selbstverständlich," sagt de Bary[1]), „dass das Secret oder wenistens das Material zu seiner Bildung aus den Zellen der mittelbaren oder unmittelbaren Umgebung stammen muss." Es ist also anzunehmen, dass das Secret eines intercellularen Kanals in den Epithelzellen aus dem von dem parenchymatischen Gewebe gelieferten Stoffen gebildet und in den Hohlraum abgeschieden wird. Welche Bedeutung dieser abgeschiedene Stoff für das Leben der Pflanze hat, wird man nur selten entscheiden können; in einigen

---

1) de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877, p. 215.

wenigen Fällen kann man darüber mit ziemlicher Sicherheit Vermuthungen aufstellen, wie bei manchen Harzen und Balsamen, deren Nutzen jedenfalls darin zu suchen ist, dass sie bei Verwundungen des Pflanzenkörpers austreten und die Wundstelle verschliessen. Ferner lässt sich bisweilen aus der anatomischen Structur der Behälter der Secrete darauf schliessen, welche Rolle diese letzteren im Leben der Pflanze spielen. Wo jene Behälter, seien es Zellen oder Hohlräume, nur eine geringe Ausdehnung besitzen und nicht in Verbindung mit einander stehen, dienen sie offenbar nur zur Aufnahme solcher Stoffe, welche keine weitere Verwendung haben, aus den chemischen Umsetzungen in den Nahrungssäften gewissermaassen als Niederschläge austreten, also einfache Excrete sind, so z. B. die Krystalldrusen und Raphiden.[1]) Solche bleiben an der Stelle, wo sie sich gebildet haben, liegen und ihre Behälter sind nichts anderes als Abwurfsstellen in dem Gewebesystem.

Wo wir aber sehen, dass das Ausscheidungsproduct auftritt in langen Schläuchen, Gängen oder Canälen, die ein ganzes Organ des Pflanzenkörpers durchziehen oder wohl gar in demselben ein überall zusammenhängendes System darstellen, da müssen wir annehmen, dass eine Leitung stattfindet und dass das Secret in dem Stoffwechsel mit thätig ist. Wenn es an der einen Stelle gebildet wird, wird es an der anderen wieder verbraucht und darum von jener zu dieser geleitet. Diese Leitung kann natürlich sowohl in Canälen, die ihre eigene Wandung haben, sog. Gefässen, durch Zusammendrücken der Zellwand infolge von Turgescenzänderungen der Umgebung als auch in intercellularen Canälen durch die grössere oder geringere Turgescenz in den Epithelzellen und dem angrenzenden Gewebe stattfinden.

Damit nun diese Leitung nicht unterbrochen wird, dadurch, dass der Canal sich schliesst, was durch Zusammenpressung, hervorgerufen durch übergrossen Druck des umgebenden Gewebes oder Knickung des Organs, z. B. des Stengels, eintreten kann, besitzt der Canal in einigen Fällen eine mechanisch wirkende Scheide, indem

---

1) Rauner, Ueber das Schicksal der krystallinischen Kalkoxalatablagerungen in der Baumrinde. (Arbeiten der St. Petersburger naturf. Ges., Bd. XIII, Lfg. 1. p. 24—33.)

die Zellen seiner nächsten Umgebung ihre Wände verdicken und dadurch widerstandsfähiger werden.

Wenn diese Verdickung sich aber soweit steigern sollte, dass die Wand beinahe undurchlässig für Flüssigkeiten wird, so könnte kein Verkehr mehr zwischen den parenchymatischen Zellen und dem Canale selbst stattfinden; wenn z. B. bei einem Intercellulargang die das Epithel desselben umgebende Zellschicht durch Sklerotisirung eine fast impermeable Scheide darstellte, könnte das Material zum Secret nicht in die Epithelzellen gelangen und könnte natürlich ebensowenig an anderen Stellen von dem Canale wieder abgegeben und zum Stoffwechsel verbraucht werden. Wo sich also eine solche mechanische Scheide um einen Secretbehälter findet, muss sie Unterbrechungen besitzen, welche die Communication desselben mit dem übrigen Gewebe vermitteln. Es sind diese Verhältnisse ganz analog denen, welche Schwendener für die Schutzscheiden beschrieben hat[1]), welche, auch wenn sie ganz aus dickwandigen impermeablen Zellen zu bestehen scheinen, doch in einigen Zellen mit unverdickten Wänden „permeable Zugänge" besitzen, welche den Verkehr der Säfte zwischen dem äusseren Parenchym und dem von der Schutzscheide umschlossenen Centralstrang vermitteln. Er fügt hinzu: „Wie die Scheiden der Wurzeln verhalten sich bezüglich der permeabeln Durchgänge auch die Einzelscheiden der Mestombündel in Stengel- und Blattorganen, sofern überhaupt eine bestimmte Pflanze solche Scheiden besitzt."

Von diesem Gesichtspunkte aus hat auch bereits Haberlandt, nach einer Mittheilung des Herrn Professor Schwendener, im Manuscript zu seinem inzwischen erschienenen Lehrbuche die Scheiden der Secretbehälter ins Auge gefasst, indem er ausdrücklich auf das Vorkommen von dünnwandigen Zellen zwischen den dickwandigen und ebenso auf den Unterschied zwischen mechanischen und secernirenden Elementen hinwies.

Herrn Professor Schwendener erschien es wünschenswerth, auf diese Verhältnisse etwas näher, als es in einem Lehrbuche geschehen kann, einzugehen und er veranlasste mich, eine genauere

1) S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlungen der Berliner Akad. d. Wiss., 1882.

Untersuchung über die anatomischen Eigenschaften der mechanischen Scheiden der Secretbehälter mit besonderer Berücksichtigung der oben angedeuteten physiologischen Beziehungen vorzunehmen. —

Leider ist es mir nicht gelungen, an zahlreichen Beispielen die erwähnten Verhältnisse zu beobachten. Die Literaturangaben, welche darüber existiren, sind sehr spärlich. Zunächst sah ich mich auf die von de Bary citirten Fälle angewiesen. „Bemerkenswerth," sagt er[1]), „ist die Einschliessung des (mehrschichtigen) Epithels der Harzgänge in den Blättern von Pinus Strobus, silvestris, Laricio u. a., den Wurzeln der Philodendren in eine aus seitlich fest verbundenen Sklerenchymfasern bestehende Scheide, welche den homologen Gängen anderer, nahe verwandter Pflanzen fehlt." Auch wo er von der Anordnung des Sklerenchyms und der sklerotischen Zellen spricht[2]), erwähnt er nur diese Vorkommnisse mit den Worten: „Es mag hier der Ort sein, an die Faserstränge zu erinnern, welche in Pinusblättern und Philodendronwurzeln einen Secretgang umschliessen." Ich werde zunächst das Verhalten der Intercellulargänge und ihrer Scheiden in den genannten Pflanzenorganen ausführlich beschreiben und dann in Kürze einige weitere Fälle, wo mechanische Zellen in der Umgebung von Secretbehältern vorkommen, aufführen.

I. Pinus.

Es wurden die Nadeln von 25 Species der Gattung Pinus untersucht und es fand sich, dass mit Ausnahme einer Species, P. radiata Don, welche überhaupt keine Harzgänge besitzt[3]), bei allen die Epithelzellen mit einer oder mehreren Schichten dick- oder dünnwandiger Zellen von farblosem Inhalt umgeben sind und dass diese

1) l. c. p. 212.

2) l. c. p. 437.

3) Diese Anomalie ist um so auffallender, als P. radiata im übrigen Bau der Nadel durchaus keine Eigenthümlichkeiten den anderen Arten gegenüber besitzt. Die Nadeln entspringen zu drei an einem Kurztrieb, sind mässig lang und schwach und werden je von 2 Gefässbündeln durchzogen. Auch ein Hypoderma ist vorhanden, welches aus einer Lage dünnwandiger Zellen, innerhalb deren einzelne äusserst dickwandige liegen, besteht.

erst an die flachen und breiten chlorophyllführenden Parenchymzellen oder an die Zellen des Hypodermas, welches auch regelmässig vorhanden ist, grenzen.

Das Epithel ist hier nicht, wie de Bary angiebt, mehrschichtig, sondern immer nur einschichtig. Seine Zellen sind in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, so dass ihre Länge die Breite um das mehrfache übertrifft, dabei gewöhnlich mit Bezug auf den Harzgang in radialer Richtung zusammengedrückt. Letzteres ist nur bei wenig Arten nicht der Fall, so bei P. Benthamiana, wo überhaupt ihr Querdurchmesser auffallend gross ist. Während die Querwände glatt und mehr oder weniger schräg gestellt sind, zeigen die Längswände mit Ausnahme der an die Zellen des Beleges grenzenden eine stark wellige Form.

Die letzteren Zellen sind noch länger als die des Epithels, sonst aber von ganz ähnlicher Gestalt, doch besitzen sie immer glatte, nie gewellte Wände. Ihrer Grösse im Querdurchmesser nach sind sie nicht bei allen Arten gleich; die Zellen desselben Beleges sind, wenn dieser einschichtig ist, meist untereinander ziemlich gleich und nur bei einigen Arten verschieden, wenn aber der Beleg mehrschichtig ist, sind sie immer unter einander verschieden, die einen oft um das mehrfache grösser als die anderen und zwar sind die der inneren Schicht kleiner als die der äusseren. Die Wandverdickung, welche bei der vorliegenden Untersuchung hauptsächlich in Frage kommt, tritt in allen möglichen Graden auf, doch sind die Zellen der Scheide überall dickwandiger als die des Epithels. Erstere sind in den meisten Fällen bei derselben Art gleichmässig dünn- oder dickwandig, bisweilen aber auch ungleichmässig. Die sklerenchymatischen Zellen sind mit ovalen Poren versehen und erscheinen im Querschnitt ganz wie echte Bastfasern. Der Kürze wegen werde ich auch den Ausdruck Bastbeleg bisweilen für diese Sklerenchymscheide anwenden. —

Mit Bastzellen finden sich nach Thomas[1]) umstellt die Harzgänge von P. silvestris L.[2]), P. Strobus L., P. Laricio Poir. und

1) F. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter (Jahrb. f. wiss. Bot., IV, p. 28).

2) Conf. auch Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868, p. 120, wo auch die Entstehung des Secretbehälters und seiner Scheide angegeben ist.

P. Benthamiana Hartw. Bei den von mir untersuchten Nadeln von P. Strobus war dies zwar nicht der Fall, dagegen war ausser bei den anderen angeführten Arten ein Bastbeleg ferner vorhanden bei P. Pinea L., P. deflexa Torr., P. ponderosa Dougl., P. nigricans Host., P. Peuce Grisb., P. serotina Mchx. und P. montana Dur. Bei all diesen Arten stehen zwei oder drei Nadeln an einem Kurztrieb und dieselben sind meist über 8 cm lang und dabei dick, so dass augenscheinlich die mechanische Widerstandsfähigkeit des Belegs, welche die sklerenchymatischen Zellen bewirken, in gewissem Maasse mit der Länge und Stärke der Nadel zusammenhängt. Die Nadeln von P. Strobus dagegen sind nur 6—7 cm lang und dabei schwach und dünn, und würde schon deshalb keine starke Wandverdickung der Belegzellen zu erwarten sein, da, wie wir sehen werden, ähnliche Nadeln derselben auch entbehren. Doch ich komme auf diese Vergleichungen später ausführlicher zu sprechen. Mit Ausnahme von P. Benthamiana und P. montana ist der Bastbeleg einschichtig und seine Zellen sind wenig von einander verschieden (s. Fig. 1); bei P. Benthamiana (s. Fig. 3) ist er dagegegen zwei-, stellenweise auch dreischichtig und zwar sind die Zellen der inneren Schicht kleiner und dünnwandiger als die der äusseren. Bei P. montana (s. Fig. 4) ist der Beleg oftmals auch zweischichtig, doch ist ein solcher Unterschied zwischen den beiden Zellschichten nicht ausgesprochen. Letztere Gattung zeichnet sich ausserdem vor allen bisher erwähnten, bei denen die Harzgänge mit ihren Scheiden im Parenchym verlaufen, dadurch aus, dass die Bastbelege mit dem sklerotischen Hypoderma verschmolzen sind, oder wenigstens durch eine Zelle mit ihm zusammenhängen; immer ist aber zwischen Epidermis und Epithel noch wenigstens eine Schicht dickwandiger Zellen vorhanden.

Bei einer zweiten Gruppe, welche durch die Species P. Torreyana Parry., P. densiflora S. et Z. und P. Coulteri Don. gebildet wird, sind die meisten Zellen des Beleges dünnwandig, nur einzelne sind sehr dickwandig und diese dienen alsdann vorzugsweise als mechanische Stützen. Der Beleg von P. Torreyana, bei der fünf Nadeln an einem Kurztrieb stehen und deren Nadeln kurz und dick sind, ist stellenweise zweischichtig, in welchem Falle dann die inneren Zellen kleiner und dünnwandiger sind; auch Uebergangsformen

zwischen den ganz dickwandigen und den dünnwandigen kommen vor. Bei den beiden anderen Arten — P. densiflora mit gedoppelten mittellangen und starken, P. Coulteri (s. Fig. 5) mit gedreiten langen und schwachen Nadeln — ist der Beleg einschichtig, selten liegen zwei Zellen hintereinander; die dickwandigen treten entweder einzeln zwischen den dünnwandigen oder nur zu wenigen nebeneinander auf.

Bei allen folgenden Arten sind die Wände der Belegzellen nur schwach verdickt, bei den einen mehr als bei den anderen, aber immer ist noch ein weites Zelllumen vorhanden, während das Lumen der dickwandigen Bastzellen bei den vorher angeführten Arten äusserst reducirt ist. Wir können diese Arten in zwei Gruppen theilen, nämlich solche, bei denen die Harzgänge mit ihren Scheiden im Parenchym verlaufen und solche, bei denen die Scheiden mit dem Hypoderma verschmelzen.

Zu der ersten dieser beiden Gruppen gehören: P. maritima Ait., P. Hudsonica Poir., P. Jeffreyi Murr., P. insignis Dougl. Bei P. Hudsonica sind die Belegzellen unter einander etwas verschieden in ihrer Wandstärke, während sie bei den übrigen fast ganz gleichmässig sind. Der Beleg ist meist einschichtig, stellenweise zwei- (P. maritima) oder sogar dreischichtig (P. Jeffreyi) (s. Fig. 6). P. maritima ist die einzige Art unter denen mit dünnwandigen Belegzellen, deren Nadeln lang und dick sind, wie bei denen mit echten Bastbelegen. Hier scheint also das stärker als bei allen anderen Arten entwickelte Hypoderma für die Nadel selbst eine genügende Festigkeit zu gewähren.

Die zweite Gruppe wird durch folgende Arten gebildet: P. Strobus L., P. excelsa Wall., P. longifolia Roxb., P. canariensis Sm., P. argentea hort.?, P. monticola Dougl. und P. Pyrenaica Lap. Die Nadeln dieser Arten sind entweder dünn und alsdann lang oder wenigstens mittellang oder dicker (P. argentea und P. monticola) und alsdann kurz, d. h. unter 6 cm lang. Sie stehen zu drei oder fünf zusammen; nur bei P. Pyrenaica entspringen zwei an einem Kurztrieb, hier ist aber in einer Nadel — so viele ich untersuchte — nur ein Harzgang vorhanden, welcher an der Innenseite der Nadel rechts oder links liegt, so dass ihr Querschnitt asymmetrisch wird. Bei den anderen treten in einer Nadel regelmässig zwei, an

derselben Seite gelegene Harzgänge auf, nur bei P. Strobus und P. excelsa besitzen manche Nadeln nur einen, der dann auch asymmetrisch liegt. Diese beiden Arten, welche unter sich vollständig übereinstimmen, weichen von den anderen darin ab, dass die Zellen, welche den Beleg bilden, in ihrer Grösse und Wandstärke denen des Hypodermas gleichkommen, während bei den anderen die ersteren dünnere Wände besitzen als die letzteren. Der Beleg und das Hypoderma werden im Allgemeinen von nur einer Zellschicht gebildet und zwar zieht sich die Scheide des Harganges entweder ganz um denselben herum, so dass zwischen der Epidermis und dem Epithel zwei Zelllagen vorhanden sind, wie bei P. longifolia, P. canariensis (s. Fig. 7), P. argentea und P. monticola, oder die Scheide bildet einen sich beiderseits an das Hypoderma ansetzenden Bogen, so dass nur dieses zwischen der Epidermis und dem Epithel als einfache Zellschicht dazwischen liegt, wie bei P. Strobus und P. excelsa. Bei P. Pyrenaica ist der Beleg stellenweise zweischichtig und dabei sind die einzelnen Zellen der äusseren Schicht etwas dickwandiger, so dass sie als mechanisch wirksamer betrachtet werden können. Auch das Hypoderma wird grössere Strecken weit von zwei Zellschichten gebildet. Zwischen der Epidermis und dem Epithel liegt nur eine Lage von Zellen, die im Ansehen auf dem Querschnitt mehr denen des Beleges als den dickwandigeren des Hypodermas gleichen, weshalb man hier den Beleg als rings um den Harzgang gehend betrachten kann, indem er das Hypoderma an der betreffenden Stelle unterbricht und direct an die Epidermis grenzt. So weicht denn P. Pyrenaica, die allein in ihrer Gruppe gedoppelte Nadeln und in jeder regelmässig nur einen Harzgang besitzt, auch im anatomischen Bau des letzteren am meisten von den andern ab.

Es schien mir von Interesse, zu untersuchen, ob zwischen der Beschaffenheit der mechanischen Scheiden und zwischen anderen anatomischen und morphologischen Eigenschaften der Nadeln sich bestimmte Beziehungen nachweisen lassen könnten. Dabei berücksichtigte ich Folgendes:

1. die Anzahl der Nadeln eines Kurztriebes,
2. die Länge und Dicke derselben,
3. die Anzahl der Harzgänge in einer Nadel und
4. die Beschaffenheit des Hypodermas.

Allerdings haben die nach der Wandstärke ihrer Scheidezellen zusammengestellten Arten auch in jenen Eigenschaften manches Gemeinsame, jedoch finden sich wieder einzelne Abweichungen, die die Aufstellung gewisser Regeln verhindern. Unter den 25 Arten sind es 10, welche eine aus stark skleronchymatischen Zellen bestehende Scheide um das Epithel ihrer Harzgänge besitzen. Wie schon erwähnt, sind ihre Nadeln ziemlich oder sehr lang (d. h. zwischen 8 und 14 cm, nur die von P. Peuce 6 bis 7 cm lang) und von beträchtlicher Dicke, infolgedessen sie auch mit einer Aussteifung durch mechanische Elemente versehen sind. Diese werden repräsentirt zunächst durch die ausserordentliche Festigkeit der Epidermis, deren Zellwände bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind, ferner durch das Hypoderma von meist zwei bis drei, nur bei P. montana und P. Laricio ein bis zwei Zelllagen, deren äussere aus mässig, die innere aus sehr dickwandigen Zellen bestehen; ausserdem tragen auch die mechanischen Scheiden der Harzgänge zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit bei. Gleich lange und dicke Nadeln besitzen nur noch die Species P. maritima, bei der, wie oben gezeigt, die Verstärkung des Hypodermas die Bastscheiden zu ersetzen scheint, und P. Torreyana, bei der das Hypoderma ebenfalls zwei- bis dreischichtig ist. Von jenen zehn Species stehen bei den meisten die Nadeln zu zweien und nur bei P. deflexa, P. ponderosa und P. Benthamiana zu dreien zusammen, während im Gegensatz dazu bei den anderen Arten die Zahl 2 selten, nämlich nur bei P. maritima, P. Hudsonica, P. densiflora und P. Pyrenaica, auftritt und die Zahlen drei und fünf häufig sind. Ungefähr entgegengesetzt ist das Verhältniss bezüglich der Anzahl der Harzgänge in einer Nadel, da gerade die grössten Zahlen sich bei den Arten finden, deren Scheide aus dickwandigen Bastzellen besteht. Von diesen nämlich hat gerade die Hälfte mehr als zwei, und zwar finden wir oft drei bei P. Pinea, vier bei P. serotina, fünf bei P. Laricio, bis zu sieben bei P. montana und bis zu acht bei P. silvestris.

Von allen Arten mit dünnwandigen Belegzellen dagegen besitzt nur die schon als eine gewisse Ausnahme erwähnte P. Torreyana mehr als zwei, nämlich drei. Was das Hypoderma betrifft, so ist es von den mit Bastscheiden versehenen Arten nur bei P. Laricio

und P. montana ein- bis zweischichtig, während es bei den übrigen Arten ohne Bastbeleg höchstens zweischichtig ist, mit Ausnahme der schon hinlänglich erwähnten P. maritima und der P. Coulteri, welche drei lange und schwache Nadeln, aber auffallender Weise drei bis vier Schichten von Hypodermzellen besitzt, von denen wie gewöhnlich die äusserste aus dünnwandigeren Zellen besteht, als die inneren. Die Stärke der Scheide und des Hypodermas scheinen sich also beide nach der Länge und Dicke der Nadel zu richten. Auffallender ist die Annäherung der Harzgänge an das Hypoderma bei den Arten, wo die Scheide aus dünnwandigen Zellen besteht. Bei den mit Bastbeleg versehenen Arten (mit einer Ausnahme) verlaufen die Harzgänge mitten im Parenchym, bei der weitaus grösseren Anzahl der Arten mit unverdickten Wänden der Belegzellen liegen aber die Harzgänge unmittelbar unter dem Hypoderma, als ob sie gewissermaassen an dessen festeren Zellen einen Ersatz für die geringe Festigkeit des Beleges suchten. So sagt auch Schwendener[1]): „Es ist leicht zu beobachten, dass die leitenden Elemente der Organe sich häufig an die festen Bestandtheile des mechanischen Systems anlehnen, um gegen schädliche Spannungen geschützt zu sein.“ Ein solches Anlehnen findet allerdings ausnahmsweise auch bei P. Pumilio statt, doch sind hier die Epithelzellen von der zugehörigen Scheide vollständig umschlossen.

Alles dies sind nur äusserliche Zusammenstellungen, bei denen ein innerer Zusammenhang schwerlich immer gefunden werden kann. Vermuthlich spielen Heimath und Standort der betreffenden Species bei den dargestellten Verhältnissen die wichtigste Rolle.

So dürfte zu erwarten sein, dass bei den Arten, welche in einem sehr wechselvollen Klima vegetiren, wo das Gewebe grösseren Turgescenzschwankungen ausgesetzt ist als bei denen, welche ein gleichmässiges Klima geniessen, die Harzgänge gegen diese Turgescenzschwankungen eines besseren Schutzes bedürfen und deswegen im betreffenden Falle die Zellen der Bastscheide besonders dickwandig und dadurch widerstandsfähig sind. So finden wir es auch bei den im Norden lebenden Species P. silvestris, Laricio und montana. Doch fehlte es mir einestheils an Zeit, um zu unter-

---

1) l. c.

suchen, ob sich diese Vermuthungen weiterhin bestätigen, anderentheils würden mich diese Erörterungen zu weit von meiner eigentlichen Aufgabe abführen. Ich begnüge mich daher, die anatomischen und morphologischen Verhältnisse der Pinus-Nadeln mit Rücksicht auf die Ausbildung der mechanischen Scheiden ihrer Harzgänge in folgender Tabelle zusammenzustellen:

I. Harzgänge von bastartigen (sklerenchymatischen) Zellen umscheidet.

1. Scheide rings von chlorophyllführendem Parenchym umgeben.
   a) Scheide einschichtig.
      aa) in einer Nadel mehr als 2 (bis zu 8) Harzgänge, an einem Kurztrieb zwei Nadeln.

P. silvestris.	Hypoderma	2schicht.,	Nadel	12	cm	lang.
P. Laricio.	„	1-2	„	11-12	„	„
P. Pinea.	„	2-3	„	9-10	„	„
P. serotina.	„	2	„	8-9	„	„

      bb) in einer Nadel nur 2 Harzgänge.
         α) an einem Kurztrieb 2 Nadeln.

P. nigricans.	Hypod.	2-3schicht.,	Nadel	8-9	cm	l.
P. Peuce.	„	2	„	6-7	„	„

         β) an einem Kurztrieb 3 Nadeln.

P. deflexa.	Hypod.	2-3schicht.,	Nadel	14-15	cm	l.
P. ponderosa.	„	2	„	13	„	„

   b) Scheide mehrschichtig. 3 Nadeln an einem Kurztrieb, in einer Nadel 2 Harzgänge.
      P. Benthamiana. Hypoderma 2—3schichtig, Nadel 13—14 cm lang.

2. Scheide (mehrschichtig) mit dem Hypoderma (1—2schichtig) verschmolzen.
   P. montana. 2 Nadeln (8—9 cm lang) an einem Kurztrieb, in einer Nadel bis zu 7 Harzgängen.

II. Harzgänge von dünnwandigen Zellen umscheidet, denen jedoch einige bastähnliche beigemengt sind. Scheide rings von chlorophyllführendem Parenchym umgeben.

1. in einer Nadel 2 Harzgänge, an einem Kurztrieb 2 oder 3 Nadeln.

P. densiflora. Hypoderma 2schichtig, Nadel 9 cm lang.
P. Coulteri. „ 3-4 „ „ 10-11 „ „

2. in einer Nadel 3 Harzgänge, an einem Kurztrieb 5 Nadeln.
P. Torreyana. Hypoderma 2—3schichtig, Nadel 17 bis 18 cm lang.

III. Harzgänge, nur von dünnwandigen Zellen umscheidet. In einer Nadel zwei Harzgänge, selten nur einer.

1. Scheide rings von chlorophyllführendem Parenchym umgeben.
a) an einem Kurztrieb 2 Nadeln.
P. maritima. Hypoderma 2—3schicht., Nadel 13 cm lang.
P. Hudsonica. „ 2 „ „ 3 „ „
b) an einem Kurztrieb 3 Nadeln.
P. insignis. Hypoderma 1—2schicht., Nadel 8—9 cm lang.
P. Jeffreyi. „ 1—2 „ „ 9 „ „

2. Scheide mit dem Hypoderma verschmolzen. Dieses 1 bis 2schichtig.
a) an einem Kurztrieb 2 Nadeln.
P. Pyrenaica. Nadel 12—13 cm lang.
b) an einem Kurztrieb 3 Nadeln.
P. longifolia. Nadel 17—18 cm lang.
P. canariensis. Nadel 15 cm lang.
c) an einem Kurztrieb 5 Nadeln.
P. Strobus. Nadel 6—7 cm lang.
P. excelsa. „ 6—7 „ „
P. argentea. „ 5—6 „ „
P. monticola. „ 3—4 „ „

Wir kommen nun dazu, zu untersuchen, wie sich die Scheide bei den einzelnen Arten bezüglich ihrer mechanischen Wirksamkeit verhält und inwiefern sie dabei für den Säfteaustausch zwischen dem Secretbehälter und dem übrigen Blattgewebe hinderlich ist.

Wo die Scheide nur aus dünnwandigen Zellen besteht, muss man annehmen, dass das parenchymatische Gewebe geringeren Turgescenzänderungen ausgesetzt ist und der Harzgang eines geringeren Schutzes bedarf. Bei einem solchen Zustand der Scheide ist sie für die Communication natürlich kein Hinderniss und es brauchen keine besonderen

Einrichtungen, die als Verkehrswege dienen, getroffen zu werden. Das Entgegengesetzte ist da der Fall, wo wir einen geschlossenen Bastbeleg um den Harzgang auftreten sehen: der mechanische Charakter der Scheide ist hier am besten ausgeprägt, und in dieser Beziehung die Einrichtung eine höchst zweckmässige. Dagegen bietet sie dem Säfteaustausch des Epithels mit dem parenchymatischen Gewebe die grösste Schwierigkeit und um denselben überhaupt zu ermöglichen, müssen an einzelnen Stellen dünnwandige Zellen als Zugänge in die sklerenchymatische Scheide eingeschaltet sein, eine Einrichtung, welche wir auch bei allen mit Bastbeleg versehenen Arten antreffen.

Zwischen diesen beiden genannten extremsten Graden in der Ausbildung des Belegs existirt aber eine ganze Anzahl von Zwischenstufen, so dass sich ganz allmälige Uebergänge von dem geringsten zu dem stärksten Grade der Widerstandsfähigkeit der Scheide nachweisen lassen. Die folgenden Beispiele sollen eine solche Uebergangsreihe veranschaulichen.

Als einen Fall der geringsten Wandverdickung lassen sich P. insignis, deren Harzgänge mitten im Parenchym verlaufen, und P. canariensis, deren Harzgänge sich an das Hypoderma anlehnen, anführen. Ein Unterschied zwischen den einzelnen Belegzellen ist hier nicht wahrzunehmen, ebensowenig bei P. Strobus, deren Belegzellen schon etwas dickwandiger sind. Bei P. maritima haben fast sämmtliche Zellen der Scheide dünne Wände, nur die Aussenwände sind theilweise etwas stärker verdickt; an den einzelnen Stellen aber, wo die Scheide zweischichtig ist, sind die äusseren Zellen etwas dickwandiger als die inneren, so dass sie eher mechanisch wirksam sein können. Einzelne sehr dickwandige Zellen unter der grösseren Anzahl dünnwandiger, deren Wände bisweilen eingebogen sind und somit einen geringeren mechanischen Schutz bieten, finden sich in der Harzgangscheide von P. densiflora; da hier die dünnwandigen Zellen überwiegen, kann von besonderen Zugangsstellen auch noch nicht gesprochen werden. Wir treffen diese aber nun bei P. Peuce (s. Fig. 2), welche ziemlich das umgekehrte Verhalten zeigt wie P. densiflora, indem hier die dickwandigen Zellen überwiegen, deren Wände nicht minder stark verdickt sind, als die von P. silvestris, und nur einige, bisweilen mehrere dünnwandige Zellen nebeneinander, zwischen

jenen auftreten. Die beiden Zellformen heben sich scharf gegen einander ab und es giebt keine Uebergänge zwischen ihnen.* Es scheint, dass in einer Nadel der eine Harzgang immer eine stärkere, d. h. aus mehr dickwandigen Zellen bestehende Scheide hat als der andere; so bestand, auf mehreren successiven Querschnitten verfolgt, der Beleg des linken Harzganges aus sieben dick- und einer dünnwandigen Zelle, der des rechten aus vier dick- und vier dünnwandigen Zellen. Auffallend ist, wie ich hier einschalten will, dass auch der eine der Harzgänge ausfallen kann. Bei P. silvetris und P. montana, welche ich besonders untersuchte, findet man auf dem Querschnitt selten mehr als eine dünnwandige Zelle zwischen den dickwandigen, während der Beleg überhaupt auf gewisse Strecken nur aus letzteren besteht, und ebenso ist es mit den anderen mit Bastbeleg versehenen Arten. Seltener sieht man zwei, nebeneinander liegend oder durch dickwandige Elemente getrennt; bei P. montana, deren Beleg stellenweise zweischichtig ist, sind an solchen Stellen die inneren Zellen oft dünnwandig; so fand ich einmal sogar drei Zellen mit dünnen Wänden nebeneinander, vor denen zwei mit stark verdickten Wänden lagen (s. Fig. 4). Dass die Unterbrechungen auf einer bestimmten Seite des Harzgangs häufiger seien oder besonders nach bestimmten Gegenden der Nadel gerichtet, konnte ich bei P. silvestris nicht finden, und da hier der Beleg gleichmässig von den chlorophyllhaltigen Parenchymzellen umgeben ist, so ist dies auch nicht zu erwarten. Bei P. montana, wo der Beleg mit der einen Seite an das Hypoderma grenzt, kommen die dünnwandigen Stellen natürlich nur auf den anderen Seiten vor. Bei P. Benthamiana mit starkem, meist doppeltem Beleg liegt die stärkste Verdickung meist auf der der Blattspitze zugewendeten und der dieser entgegengesetzten Seite des Harzgangs; dazwischen sind Stellen, wo der Beleg einschichtig ist und Zugänge durch dünnwandige Zellen auftreten.

Die genauere Beschaffenheit dieser dem Säfteverkehr dienenden Stellen zwischen den mechanisch wirksamen Elementen ist schwer zu erkennen, weil der Längsschnitt nur undeutliche Bilder giebt. Denn erstens ist die Wölbung so stark, dass man nur zwei bis drei Zellen deutlich neben einander sehen kann und zweitens kann man nur da sicher die dünnwandigen Belegzellen von dem Epithel durch

verschiedene Einstellung unterscheiden, wo noch eine Schicht des grünen parenchymatischen Gewebes darüber oder darunter liegt, wobei dann wieder die Dicke des Schnittes die Deutlichkeit vermindert. Auch Färbungen mit Eosin oder Phloroglucin und Salzsäure lieferten keine besonders brauchbaren Bilder. Die besten Erfolge gab das Einlegen der Schnitte in Tanninlösung und nach dem Auswaschen Behandeln derselben mit Eisenchloridlösung, so dass ein violetter Niederschlag nur in den Zellen erfolgt, in welche die Tanninlösung eingedrungen ist, also in denen, deren Wände nicht sklerotisirt waren. So konnte man die aus dünnwandigen Zellen gebildeten Zugangsstellen in den Belegen als kurze, oben und unten scharf begrenzte, dunkle Streifen von der Breite einer Zelle zwischen den ungefärbten oder helleren dickwandigen Belegzellen wahrnehmen. Diese Streifen bestehen meist aus einigen übereinander liegenden dünnwandigen Zellen, an welche sich die dickwandigen oben und unten mit mehr oder weniger schrägen Wänden aufsetzen. Dagegen ist es mir nicht gelungen, auf dem Längsschnitt ganz kurze nur aus einer Zelle bestehende Zugänge zn erkennen, obschon deren Vorhandensein sich durch Querschnitte entschieden nachweisen lässt, denn mehrere Male bemerkte ich an drei successiven Querschnitten durch denselben Harzgang, dass auf dem mittleren der Bastbeleg durch eine dünnwandige Zelle unterbrochen war, die auf den beiden anderen Querschnitten wieder durch eine den übrigen dickwandigen gleiche vertreten wurde. Aus den successiven Querschnitten liess sich entnehmen, dass die Zugangsstellen von verschiedener Länge sind, wenn auch selten länger als 0,5 mm. Nur einmal wurde eine dünnwandige Stelle auf 11 Querschnitten (von denen jeder etwa 0,05 mm dick war) verfolgt, bis sie sich schloss, da sie aber nicht von ihrem Anfang an beobachtet wurde, kann sie schon etwas höher begonnen haben. Sonst erstreckte sich die grösste Länge auf 8 Querschnitte, während kurze Lücken, die nur durch einen oder zwei Querschnitte gingen, häufiger waren. So viel steht fest, dass sich die dünnwandigen Zellen zwischen den Enden zweier dickwanwandiger einschalten, nicht aber in den Zwischenraum zweier seitlich aus einander weichender Bastzellen. Diese Verhältnisse wurden bei P. silvestris und P. montana untersucht und es ist kein Grund anzunehmen, dass sich andere Species anders verhalten, da ja auf

den Querschnitten die dünnwandigen Zellen in ganz derselben Weise zwischen den Bastzellen erschienen. Höchstens könnten Abänderungen in der Länge und Häufigkeit der Zufuhrstellen auftreten. —

Es bleibt nun noch zu betrachten übrig, wie sich die Harzgänge und ihre Belege an der Basis und an der Spitze des Blattes verhalten. Die an P. silvestris und P. montana angestellten Untersuchungen ergaben, dass die Harzgänge unten ebensowohl wie oben blind endigen. Die Beobachtung, dass sie nur bis zur Basis des Blattes reichen, spricht offenbar gegen die Behauptungen van Tieghem's [1]), welcher zuerst im Allgemeinen von den Coniferen mit Ausnahme von Taxus sagt: „Dans toutes les autres Conifères, qui me sont connues, les feuilles tout au moins possèdent des canaux sécréteurs. Ces canaux se prolongent dans le parenchyme cortical du rameau où ils déscendent plus ou moins bas, souvent jusque vers le point d'insertion de la feuille sous jacente“ und sodann im Speziellen von der Gattung Pinus: „Dans le tige on trouve d'abord le système ordinaire des canaux corticaux qui passent deux par deux dans les feuilles.“ Thomas macht darauf aufmerksam, „dass die Ansicht Meyen's (Secretionsorgane S. 20, Physiologie I, S. 320): die Harzgänge bildeten ein System communicirender Behälter, falsch ist für die Blätter und die wenig-jährigen Zweige.“ Er selbst giebt aber nichts Genaueres darüber an, wo und wie die Harzgänge in den Blättern endigen. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass der Beleg die Epithelzellen auch an ihren Enden überzieht, welche, nachdem der Intercellularraum immer enger geworden ist, schliesslich ganz zusammengestossen sind.

Im speciellen Verhalten weicht P. silvestris von P. montana etwas ab. Bei ersterer reichen die Harzgänge bis fast zum Zusammenfluss der beiden Nadeln, welche an dieser Stelle ihren ganzen anatomischen Bau etwas verändern. Der mittlere farblose, die Gefässbündel enthaltende Theil grenzt sich nicht mehr so scharf gegen das äussere Parenchym ab. Dessen Zellen bekommen stärkere Wände und die äussersten Lagen lockern ihren Verband, so dass

1) Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes par M. Ph. van Tieghem, Annales des sciences, 5. série, Bot. 16.

an dieser Stelle das Gewebe vielfach auseinander gerissen erscheint. Beim Uebergang der Nadeln in den Stamm ist zwischen den noch getrennten Gefässbündeln ein aus dickwandigen Zellen bestehendes Gewebe vorhanden, von dem sich die Belege der Harzgänge kaum mehr abheben und in dem die letzten Epithelzellen zusammenstossen, während der Beleg mit dem Grundgewebe verschmilzt. Die in den Kanten und an der stärksten Krümmung der Nadel gelegenen Harzgänge erhalten sich etwas länger als die übrigen, doch endigen alle in sehr geringen Abständen von einander. Bevor sich noch die letzten dem Blatte angehörigen Harzgänge geschlossen haben, sieht man schon die oberen Enden der im Stamm verlaufenden und zwar erscheinen zuerst die in der Berührungsebene der Nadeln liegenden, weiter unten, wo dann keine Harzgänge aus den Blättern mehr vorhanden sind, treten noch mehr rings um die jetzt vereinigten Gefässbündel in der Rinde auf. Es findet also weder ein Zusammenfluss der Harzgänge des Blattes und des Stammes noch der ersteren unter einander statt. Unter den letzten Epithelzellen verlaufen die Belege in das Grundgewebe. Unter der Spitze der Nadel endigen die Harzgänge auch einzeln, aber nicht so nahe zusammen wie an der Basis, und zwar gehen die in den Kanten verlaufenden bis dicht unter die Spitze, während die anderen, von Thomas deshalb auch als „accessorische“ bezeichneten schon früher enden. Der Beleg, dessen Zellen etwas dünnwandiger geworden sind, schliesst sich über den Epithelzellen, ohne sich weiter fortzusetzen.

P. montana unterscheidet sich besonders dadurch, dass alle Harzgänge oben und unten früher endigen und zwar meist paarweise in grösseren Abständen und dass die Scheiden sich noch weiter als dem Hypoderma anliegende Sklerenchymstränge fortsetzen. Meist, aber nicht immer sind es auch hier die den Kanten der Nadel zunächst gelegenen Harzgänge, welche sich nach beiden Richtungeu am weitesten erstrecken, während für die anderen keine bestimmte Regel gilt. Beispielsweise sei das Verhalten in einer Nadel, welche nur fünf, am convexen Rande gelegene Harzgänge enthielt, angeführt. Bis ca. $1^1/_2$ cm über der Basis waren noch keine Canäle vorhanden, wo dann zuerst die beiden oberen allein auftraten, an deren Stelle fast von der Basis an sich vorher nur Vorsprünge des sklerotischen Hypodermas befanden. Etwa 1 cm

weiter traten die beiden seitlichen auf und nach einem weiteren halben Centimeter, also erst etwa 3 cm über der Basis kam der mittelste dazu, so dass die Fünfzahl der die Nadel nun ununterbrochen durchlaufenden Harzgänge erreicht war. So gingen sie bis ca. 1 cm unter die Spitze des Blattes, wo zuerst die beiden seitlichen endeten, der mittelste schloss sich ca. $^1/_2$ cm unter der Spitze, während die zwei oberen noch etwas weiter gingen. Diese hatten also den längsten Verlauf, die beiden ihnen benachbarten begannen zwar näher der Basis, endeten aber in der Spitze früher als der mittelste. Dieser war bei einer anderen Nadel auch der zuerst auftretende. Wie schon gesagt, lassen sich die Fortsätze der Scheiden nach oben und unten immer noch als Vorsprünge des Hypodermas verfolgen. Unterbrechungen des Beleges durch dünnwandige Zellen werden hier an den Endigungen der Harzgänge nicht mehr beobachtet.

II. Philodendron.

Die Scheiden der Secretcanäle in Philodendronwurzeln sind bei van Tieghem und Trécul erwähnt. Ersterer sagt in seiner „Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes“[1]), der ausführlichsten Schrift über diesen Gegenstand, bei Besprechung der Aroideen und speciell der Philodendronwurzeln: „Les cellules de l'écorce qui entourent l'épithélium sécrétant s'allongent beaucoup et s'épaissent en fibres, de manière à envelopper le canal d'une gaîne résistante (Philodendron lacerum manque de cette gaîne).“ Etwas genauer beschreibt Trécul[2]) diese Verhältnisse: „Dans les racines adventives de tous les Philodendron, nommés dans ce travail, ils ont de plus autour de leurs cellules oblongues parietales, deux ou trois

1) Annales des sciences nat., 5. série, Botanique 16.

2) Des vaisseaux propres dans les Aroidées (Comptes rendues, T. LXII, p. 30), wo 17 Philodendronspecies ohne Autorenangabe angeführt sind; auch citirt in Recherches sur la structure des Aroidées par M. Ph. van Tieghem, Ann. des sciences nat., 5. série, Botanique 6.

rangées de fibres à parois épaisses et poreuses, en sorte que chaque vaisseau propre occupe le centre d'un faisceau fibreux. Ces faisceaux sont répartis sur trois, quatre ou cinq cercles plus ou moins régulièrement concentriques. Les vaisseaux propres des faisceaux les plus externes, et assez souvent, dans certaines espèces les fibres du côté extérieur des ces faisceaux externes ne sont pas épaissies.“

Ein schematisches Bild von der Structur einer Adventivwurzel von Philodendron Imbe Hort. Halens. findet man in de Bary's vergleichender Anatomie p. 375.

Ich selbst untersuchte 19 Arten aus dem botanischen Garten Berlins und bei allen, mit Ausnahme einer Art fand sich das Epithel der Secretbehälter in den Adventivwurzeln von sklerenchymatischen Zellen umgeben, welche eine ganz geschlossene oder theilweise offene Scheide bilden. Auch bei Ph. lacerum, welches van Tieghem als Ausnahme für diese Verhältnisse anführt, ist dies der Fall. Die abweichenden Befunde lassen sich jedenfalls aus der Natur der untersuchten Wurzeln erklären, indem das Alter der Wurzel von wesentlichem Einfluss auf die Ausbildung der mechanischen Scheiden ist. Von der Stärke der Wurzel hängt die Anzahl der Harzgänge, speciell der Kreise, in welchen diese angeordnet sind, ab. Unter solchen Verhältnissen ist es nicht wohl möglich, die einzelnen Species in gleicher Weise wie bei Pinus auf die Stärke ihrer Scheiden zu vergleichen, da nicht alle Arten auf gleich alte und gleich dicke Wurzeln untersucht werden konnten. Will man also die anatomische Beschaffenheit einer solchen Wurzel, die man an einem beliebigen Theile untersucht, beschreiben, so muss man zugleich über dessen Alter und Stärke vergleichende Angaben machen.

Die Zellen des Epithels sind hier, wie in den meisten Fällen, dünnwandig, langgestreckt und stehen mit mehr oder weniger geraden Wänden auf einander. Seitlich schliessen sie fest zusammen und ihre an das Lumen des Ganges grenzenden Wände springen meist etwas gegen dasselbe vor.

Gewöhnlich sind die zunächst anstossenden Zellen ebenso dünnwandig wie die eigentlichen Epithelzellen und von ähnlicher Gestalt, nur etwas grösser als diese, so dass man von einem mehrschichtigen Epithel sprechen kann. Solcher Schichten sind meist zwei bis drei

vorhanden; in den ältesten Theilen der Wurzel und beim innersten, dem centralen Gefässbündelstrang nächsten Kreise von Harzgängen auch in jüngeren Wurzeltheilen, ist sehr häufig das Epithel nur einschichtig.

Die dickwandigen Elemente des Belegs sind anders gebaut als die in den Pinusnadeln, wenn sie auch wie dort langgestreckte, sklerenchymatische Zellen bilden. Sie besitzen nämlich entschieden prosenchymatische Endigungen und zeichnen sich durch äusserst zahlreiche ovale, schräg gestellte Poren aus. Je dickwandiger die Zellen sind, um so schöner zeigen sie auf dem Querschnitt eine Schichtung der Membran, die bei Pinus homogen erschien. Die Verdickung geht aber nie so weit wie bei einigen Pinusarten, indem hier das Lumen verhältnissmässig grösser bleibt. Ferner bilden die Conturen der Zelle und des Lumens hier meist scharfe Winkel, während dort die Begrenzung mehr in abgerundeter Form geschieht. Der aus solchen Zellen gebildete Beleg besteht aus ein bis vier Schichten und zwar richtet sich seine Stärke in demselben Theile der Wurzel nach der Lage der Canäle, indem er bei den innersten meist aus ein bis zwei, bei den mittleren aus drei bis vier Schichten und bei den äussersten aus einer, gewöhnlich nicht ringsum gehenden, sondern an der Aussenseite unterbrochenen Schicht besteht; sie richtet sich ferner nach dem Alter der Wurzel, mit welchem sie in der Regel zunimmt. Die einzelnen Arten und die verschieden starken Wurzeln derselben Art modificiren diese Verhältnisse noch in gewisser Weise, welche bei Besprechung der einzelnen Fälle erwähnt werden wird. Hinzuzufügen ist nur noch, dass bei jüngeren Wurzeltheilen in der Peripherie der Rinde Harzgänge verlaufen, welche dieser mechanischen Scheide entbehren und deren Epithel von den gewöhnlichen Rindenzellen oder ein bis zwei Schichten etwas kleinerer Zellen umgeben wird. —

Im Verhältniss zur Stärke der Scheide steht die Ausbildung einer sklerenchymatischen Aussenscheide um die Rinde, welche also ebenfalls von dem Alter der Wurzel abhängt. Die subepidermale Rinde besteht anfangs aus mehreren Schichten radial gestreckter Zellen, welche bald ihren Inhalt verlieren und ihre Wände braun färben. Gegen diese setzt sich scharf ab die nächstinnere Schicht, deren Zellen von derselben Gestalt sind, aber noch reich an Inhalt

und mit ungefärbten Wänden. Jene sterben sammt der Epidermis ab und diese wird zur äussersten Schicht und bildet eine neue Oberhaut. Die darunter gelegenen langgestreckten und meist tangential abgeplatteten Zellen verdicken sich sklerenchymatisch und stellen eine aus einer oder mehreren Schichten bestehende Scheide dar, die ich zum Unterschied von der die Schutzscheide umgebenden Aussenscheide als Stereomscheide bezeichnen will. Innerhalb derselben findet gewöhnlich Korkbildung statt, indem eine schon frühzeitig differenzirte Lage von wieder radial gestreckten Zellen zum Phellogen wird. Ich erwähne diese Verhältnisse, weil wir später noch weitere Analogien in der Ausbildung der Stereomscheide und der Bastbelege der Harzgänge finden werden.

Von dem im Allgemeinen geschilderten Bau der mechanischen Scheiden um die Secretbehälter macht, wie schon erwähnt, eine Art eine Ausnahme, nämlich Ph. Selloum C. Koch (s. Fig. 8).[1] Hier wird die Festigung der Harzgänge nicht durch sklerenchymatische Zellen hervorgebracht, sondern dadurch, dass sich in den alten Theilen der Wurzel die dem einschichtigen Epithel angrenzenden zwei bis drei Lagen von Rindenzellen, welche etwas kleiner als die anderen sind, collenchymatisch verdicken. Die Stereomscheide besteht auch hier aus einer Lage sklerenchymatischer Zellen, wie bei den anderen Arten. Die Korkschicht ist sehr dick und die darunter

---

1) Ich kann bei dieser Gelegenheit nicht unterlassen, auf eine eigenthümliche Ausbildung des centralen Gefässbündelstranges, wie ich sie in einer noch jugendlichen, aber etwa 8 mm starken Wurzel fand, aufmerksam zu machen. Während in der älteren, deren Durchmesser nur 3 mm betrug, der Centralstrang nicht wesentlich von dem der anderen Species abwich, zeigte er bei jener auf dem Querschnitt vier tiefe bis nahe an die Mitte reichende Einbuchtungen, wodurch er vier grosse und einen kleinen Lappen bildete und annähernd die Figur eines Schmetterlings mit ausgebreiteten Flügeln darstellte. Die Anzahl der am Rande vertheilten Gefässgruppen betrug etwa 90. Wahrscheinlich ist diese Bildung des Centralstrangs eine Einrichtung zur Erhöhung der Zugfestigkeit der Wurzel, die sich annähert an die Beschaffenheit der rankenden Sapindaceenstämme, deren Gefässbündel in mehrere getrennte Körper vereinigt sind. In jener Wurzel von Ph. Selloum war noch keine Verdickung in den Rindenzellen eingetreten, weder eine Stereomscheide gebildet, noch die Harzgänge mit Collenchym umgeben, sondern nur mit einigen Schichten durch ihre geringe Grösse differenzirter Zellen.

liegenden äusseren Rindenzellen sind collenchymatisch, aber schwächer als die um die Harzgänge, verdickt.

Da die von den in Rede stehenden Secretbehältern durchzogenen Organe hier nicht, wie die Pinus-Nadeln, ihr Wachsthum abgeschlossen haben, sondern mit einem dauernd thätigen Vegetationspunkt versehen sind, so ergiebt sich schon daraus, dass die Verhältnisse insofern andere sein müssen, als die Secretbehälter jedenfalls an einem Ende, nämlich dem in der Wurzelspitze gelegenen, wo sich noch keine sklerenchymatischen Zellen gebildet haben, in ungehinderter Verbindung mit dem übrigen Gewebe stehen. Da nun bei den meisten Wurzeln in älteren Theilen Harzgänge mit starker mehrschichtiger und rings geschlossener Scheide auftreten, so würde man vermuthen können, dass diese hier ihre Funktion verloren hätten. Allein bis an den Ansatzpunkt der Wurzel enthalten auch diese Canäle reichlichen Inhalt an öligen und harzigen Stoffen, welcher anzeigt, dass hier immer noch eine Leitung stattfindet. Dieser Umstand erklärt sich daraus, dass die Harzgänge beim Uebergang der Wurzel in den Stamm wieder in Verbindung mit dem parenchymatischen Gewebe treten und ihre oberen Enden wieder frei von den sklerenchymatischen Scheiden sind. Die Harzgänge enden blind im Stammparenchym und stehen nicht in Verbindung mit denen des Stammes, wie de Bary vermuthet, der sich darüber folgendermaassen ausspricht[1]: „Die Harzgänge der zahlreichen untersuchten Arten von Philodendron durchziehen in Form enger Canäle der Länge nach alle Glieder der Pflanze, wahrscheinlich, worüber jedoch nichts Ausdrückliches angegeben wird, so dass alle in den Knoten und übrigen Ansatzorten auch unter einander in Zusammenhang stehen.“

Wenn auch, wie erwähnt, bei zahlreichen Arten die Canäle im grössten Theile der Wurzel von einer ununterbrochenen Scheide umgeben sind, so sind andere doch auch fast der ganzen Länge nach mit Zugangsstellen versehen. Bei meinen Untersuchungen fand ich für das verschiedene Verhalten drei Haupttypen, repräsentirt durch Ph. sanguineum Rgl., Ph. cannaefolium und Ph. pinnatifidum Kth., die im Folgenden einzeln beschrieben werden sollen.

1) l. c. p. 459.

Von Ph. sanguineum wurde eine etwa 30 cm lange und 0,02 bis 0,03 cm dicke Wurzel untersucht, deren Rinde mehrere (zwei bis vier) Kreise von Harzgängen durchzogen. 8 cm über der Spitze fanden sich erst vereinzelte das Epithel der Harzgänge begleitende mechanische Zellen vor, deren Wände auch verhältnissmässig schwach verdickt waren; in den Zellen der späteren Stereomscheide hatte noch gar keine Wandverdickung stattgefunden. Allmälig nimmt von da an die Anzahl der mechanischen Zellen sowohl in der Umgebung des Epithels der Canäle als auch in den äusseren Rindenzellen, welche die Stereomscheide bilden, und zugleich die Dicke ihrer Wände zu. So bildet sich ein zunächst einschichtiger Bastbeleg um die Harzgänge, der aber an ein oder zwei Stellen Unterbrechungen durch dünnwandige Zellen zeigt (s. Fig. 9). Er kann sich zwar auf lange Strecken dadurch, dass dickwandige Zellen an Stelle der dünnwandigen treten, ganz schliessen, aber die Unterbrechungen sind so zahlreich, dass ihre Bedeutung für die Communication nicht zu verkennen ist. Uebrigens trifft diese Umscheidung nicht alle Harzgänge, sondern die des äussersten Kreises werden bis dahin nicht von dickwandigen Zellen begleitet. So verlaufen diese Gänge bis fast zum oberen Ende der Wurzel. In den letzten drei Centimetern nehmen die mechanischen Elemente noch mehr zu, indem auch in der Umgebung, und zwar auf der Innenseite der äusseren Harzgänge dickwandige Zellen auftreten und der früher einschichtige Beleg der anderen Canäle mehrschichtig wird. Im letzten Centimeter vor dem Ansatz an den Stamm sind keine Unterbrechungen in den Belegen mehr zu finden, nur noch auf der Aussenseite der in der Rindenperipherie gelegenen. Gleichzeitig hat sich die Stereomscheide ringsum geschlossen, unter ihr tritt Korkbildung ein und die folgenden äusseren Rindenlagen verdicken sich collenchymatisch. Die Hauptverstärkung findet also in der letzten kurzen Strecke in rascher Folge statt. Noch schneller nimmt sie aber von der Austrittsstelle der Wurzel aus dem Stamm bis zu deren Ursprung in demselben wieder ab, und zwar so, dass, während die Stereomscheide verschwindet, die Belege auf der nach der Peripherie der Wurzel gerichteten Seite wieder unterbrochen und die Wände ihrer Zellen immer dünner werden, bis sie denen der übrigen Rinden-

zellen gleichkommen. Darauf rücken die Epithelzellen nach der Mitte des Canals zusammen und schliessen ihn auf diese Weise. —

Bei den folgenden Arten sucht man in den ausgebildeten Theilen der Wurzel vergeblich nach Zugängen in der Scheide der Secretbehälter, wenigstens bei denen der mittleren Kreise, während die äussersten auch hier höchstens nach innen, dem Centrum der Wurzel zu, von mechanischen Zellen umscheidet werden und die dem Gefässbündelstrang am nächsten gelegenen bisweilen Unterbrechungen in der Scheide aufweisen. Die Art und Weise, wie sich die geschlossenen Belege entwickeln, ist eine zwiefache, für die eine kann Ph. cannaefolium, für die andere Ph. pinnatifidum als Typus dienen. Ersteres schliesst sich näher an Ph. sanguineum an und sei darum zuerst behandelt.

Eigentlich ist Ph. cannaefolium in der Entwickelung der betreffenden Gewebetheile von Ph. sanguineum nur darin verschieden, dass die stärkste Ausbildung der Scheiden, welche hier erst in dem kurzen ältesten Stücke der Wurzel erreicht wird, dort zugleich mit der Verholzung des Xylemtheils des Gefässbündels vollendet wird. Die Harzgänge lassen sich an der Spitze der Wurzel zuerst da erkennen, wo sich die Elemente des Gefässbündels zu differenziren beginnen und zwar sind sie schon an der braunen Farbe der betreffenden Stelle kenntlich. Die das Epithel umgebenden Rindenzellen sind nicht von den anderen verschieden.[1]) Schon in kurzer Entfernung von der Wurzelspitze — bei einer 3—4 mm dicken Wurzel in der Entfernung von 1 cm — treten in der Umgebung des Epithels der Secretgänge dickwandige Zellen auf, anfangs nur einzeln und spärlich, bald aber so an Zahl zunehmend, dass sie weiter oben mehr oder weniger geschlossene Belege bilden. Da, wo schon um die inneren Canäle ein mindestens eine Zelllage starker Beleg, jedoch mit Unterbrechungsstellen vorhanden ist, werden indessen die äussersten noch von keinen mechanischen Zellen begleitet.

1) In der Rindenperipherie des jüngsten Theils der Wurzel bei Ph. cannaefolium und dem darauf zu beschreibenden Ph. pinnatifidum liegen dicht neben einander grösse, in der Längsrichtung gestreckte dünnwandige Zellen, die fast ganz von Raphidenbündeln angefüllt sind. Bemerkenswerth ist, dass diese Elemente auf das jüngste Zuwachsstück beschränkt sind, bei Ph. pinnatifidum von der Spitze 5—6 mm aufwärts.

Mit der Stärke der Scheide an sklerenchymatischen Zellen nimmt auch deren Wandstärke beträchtlich zu. Auch hier entwickelt sich die Stereomscheide conform der Scheide um die Harzgänge, wie bei Ph. sanguineum. Zu bemerken ist noch, dass je höher, um so häufiger Canäle auftreten, deren Belege mit einander verschmolzen sind, während im Abstand von 3 cm über der Wurzel noch alle durch Parenchym von einander getrennt waren. Ein Zusammenfluss der wirklichen Canäle, d. h. der Intercellularräume, wurde weder bei dieser Art noch bei einer anderen jemals beobachtet. Ferner zeigte sich an einer Wurzel dieser Species, dass von unten an eine lange Strecke aufwärts dieselben fünf bis sechs beisammen gelegenen Harzgänge, und zwar die inneren sowohl wie die äusseren, ohne mechanische Scheide blieben, während die anderen sich mit einer solchen umgaben. An derselben Stelle wurde auch in dem peripherischen Theile keine Stereomscheide gebildet. Dieser rein parenchymatische Ausschnitt in der Wurzelrinde hob sich infolgedessen auf dem Querschnitte auffallend von dem übrigen Theile ab. Weiter oben waren aber auch hier die Canäle mit dickwandigen Zellen umgeben und war die Stereomscheide bereits differenzirt. Die Belege schliessen sich also allmälig und es treten die Zustände ein, welche sich im grössten Theile der Wurzel vorfinden. Mit Ausnahme der peripherischen Secretbehälter, von denen die äussersten auch in alten Theilen der Wurzel ohne Scheide bleiben, und die etwas weiter nach innen gelegenen nur auf der dem Centrum der Wurzel zugewendeten Seite von sklerenchymatischen Zellen umgeben werden, besitzen die Harzgänge eine mehrschichtige, durch keine dünnwandigen Zellen unterbrochene Scheide. Je älter das untersuchte Wurzelstück ist, um so dicker sind die Wände der sklerenchymatischen Zellen und um so grösser ist die Anzahl der letzteren. Während anfangs das Epithel meist zweischichtig ist, besteht es später nur noch aus einer Schicht, an die direct die mechanischen Elemente grenzen. Auch die Aussenscheide wird im älteren Wurzeltheile durch mehrere Schichten dickwandiger Zellen gebildet. Das Verhalten der Secretgänge beim Ursprung der Wurzel aus dem Stamm konnte ich an Ph. cannaefolium nicht untersuchen. Doch ist das daraufhin untersuchte Ph. panduraeforme in dem übrigen Theile der Wurzel jenem so ähnlich, dass es wohl dafür substituirt werden kann. Da das

Exemplar noch jung war, besass es auch keine sehr starken Wurzeln. Die untersuchte Wurzel enthielt einen Kreis von Secretgängen, welche mit mehrschichtigem Beleg von mechanischen Zellen rings umgeben waren und ausserdem noch einige in der Peripherie der Rinde mit schwachem Belege auf der inneren Seite, im Ganzen zwölf; auch eine Stereomscheide war vorhanden. Diese Verhältnisse bleiben noch nach dem Eintritt der Wurzel in den Stamm eine kleine Strecke weit erhalten. Darauf verschwindet die Stereomscheide und die Belege der peripherischen Canäle, während die der inneren sich theilweise nach aussen öffnen. Bald darauf endet zunächst der eine, dann der andere der peripherischen Harzgänge und nur bei den drei innersten sind die Belege noch rings geschlossen, öffnen sich aber in geringem Abstande davon ebenfalls nach aussen. Die mechanischen Zellen nehmen überall schnell an Zahl ab und verschwinden schliesslich ganz, so dass das Epithel rings von Parenchym umgeben ist, dessen anstossende Zellen aber bis nahe an das Ende der Canäle noch etwas dickwandiger als die anderen sind. Die Canäle enden kurz hinter einander, indem auf den successiven Schnitten erst zehn, dann acht, dann vier, dann zwei, zuletzt nur noch einer vorhanden ist, der sich an der Stelle, wo man das Gefässbündel der Wurzel sich schon mit denen des Stammes vereinigen sieht und wo nur noch vier Epithelzellen den Intercellularraum umgeben, schliesst (s. Fig. 10). — Diese Verhältnisse entsprechen also ebenfalls den bei Ph. sanguineum gefundenen.

Ph. pinnatifidum verhält sich betreffs der Verdickung des Belegs in den jüngeren Theilen anders als beide genannten Arten, und zwar erstreckt sich dieser Unterschied auch auf die Stereomscheide. Verfolgen wir eine Wurzel, welche von ziemlich derselben Stärke wie die von Ph. cannaefolium untersuchte ist, von der Spitze an aufwärts, so ergiebt sich Folgendes. Ein Querschnitt, $^1/_2$ cm über der Spitze, zeigt, dass die Harzgänge mit Ausnahme der am weitesten an der Peripherie liegenden rings umgeben sind von mehreren Schichten von Zellen, deren Wände nicht nur dünner als die der übrigen Rindenzellen, sondern auch als die der Epithelzellen selbst sind (s. Fig. 13). In diesem Zustande bleiben sie bis etwa 2 cm über der Spitze, $^1/_2$ cm höher aber erreichen sie bereits die Wandstärke der übrigen Zellen und übertreffen die der Epithel-

zellen. Jetzt beginnt sich auch die Stereomscheide, welche früher noch nicht vorhanden war, gleich in der Stärke von mehreren Zellschichten zu differenziren. In demselben Abstande weiter aufwärts verfolgt, erscheinen die Belegzellen, abgesehen von denen der peripherischen Canäle, dickwandiger und glänzender als die anderen Rindenzellen, und zwar verhalten sie sich alle gleichmässig, so dass der Beleg ringsum geschlossen ist, ohne von dünnwandigen Zellen unterbrochen zu sein; ebenso verstärkt sich die Stereomscheide, nur mit dem Unterschiede, dass hier einzelne Stellen an der Membranverdickung der Zellen nicht theilnehmen und Zugänge oder Unterbrechungen durch die Scheide offenhalten. Untersuchen wir nun dieselben Canäle mit ihren Belegen in etwas grösseren Zwischenräumen, so zeigt sich, dass die Verdickung immer gleichmässig zunimmt, um zuletzt einen ganz bedeutenden Grad zu erreichen (s. Fig. 11). Die betreffenden Zellen werden schliesslich eben so dickwandig wie die bei Ph. cannaefolium, nur erst in einem älteren Stadium, denn die Verdickung nimmt dort viel allmäliger zu, so dass bei ungefähr gleicher Stärke der Wurzeln die Membranen der sklerenchymatischen Belegzellen hier im Abstande von 3 cm über der Wurzelspitze schon meistens stärker sind als dort in einem Abstande von 18 cm. Die peripherischen Canäle (s. Fig. 12) dagegen erhalten ihren mechanischen Beleg ähnlich denen von Ph. cannaefolium, denn zwischen den dünnwandigen Zellen der Umgebung des Epithels treten hier zuerst, etwa 10 cm über der Wurzelspitze einzelne dickwandige Zellen auf, deren Zahl sich nach oben zu vermehrt und die sich zu einer anfangs nach aussen geöffneten, später auch ganz geschlossenen Scheide vereinigen. In dem Stück zwischen 12 und 17 cm über der Wurzelspitze haben sich an der Peripherie der Rinde neue Canäle gebildet, welche anfangs nur von Parenchymzellen umgeben werden; weiter oben aber erhalten sie auch eine unvollständige sklerenchymatische Scheide. Die dem Gefässbündelstrang zunächst gelegenen Canäle haben meist einen nur aus einer oder zwei Schichten bestehenden Beleg, der ausser im ältesten Theile der Wurzel häufig eine Unterbrechung nach einer beliebigen Seite zeigt. Das Epithel ist meist zweischichtig, doch ohne dass die zweite Schicht von Anfang an den später dickwandigen Zellen gegenüber differenzirt erscheint. In älteren Theilen ist es, wie bei

Ph. cannaefolium, auch einschichtig, es haben sich also auch hier die dickwandigen Zellen vermehrt. Schliesslich sei noch bemerkt, dass in den obersten Theilen mancher Wurzeln nahe dem Gefässbündelstrang auch solide Sklerenchymbündel auftreten, deren innere Zellen auffallend kleiner sind als die äusseren. Verschmelzung der Belege zweier benachbarter Harzgänge, wie sie bei Ph. cannaefolium angegeben wurde, scheint hier nicht vorzukommen. Leider war es mir nicht möglich, den Uebergang der Wurzel in den Stamm zu untersuchen, um zu constatiren, ob die Harzgänge und deren Belege so endigen wie bei Ph. sanguineum und cannaefolium, oder ob analog dem Verhalten an der Spitze eine allmälige gleichmässige Abnahme der Membranstärke in den Belegzellen eintritt.

Drei Fälle sind es also, die wir bei den mit sklerenchymatischen Scheiden umgebenen Secretbehältern der Philodendronwurzeln zu unterscheiden haben, wenn wir uns zunächst nur auf die der mittleren Kreise beziehen, da ja die peripherischen nicht umscheidet sind oder wenigstens an der Aussenseite direct an das Parenchym grenzen und nur selten von einem vollständigen Belege umschlossen sind:

1. Die Scheiden sind, ausser einem kleinen dem Ansatz an den Stamm nächsten Stücke, in der ganzen Wurzel durch Zugänge von dünnwandigen Zellen an einer oder mehreren Stellen ihres Umfangs unterbrochen: Ph. sanguineum.
2. Die Unterbrechungen treten nur in dem jungen Ende der Wurzel auf, während die Scheiden im grössten Theile des Längsverlaufes den Canal lückenlos umschliessen: Ph. cannaefolium.
3. Auch in den jungen Zuständen der Wurzel schalten sich keine dünnwandigen Zellen zwischen den dickwandigen des Beleges ein, sondern alle Zellen desselben verdicken ihre Membranen gleichmässig, aber ganz allmälig: Ph. pinnatifidum.

Beim Uebergange der Wurzel in den Stamm lassen sich analoge Unterschiede nicht constatiren; dass die Secretgänge mit ihren Epithelzellen im Parenchym enden, wurde schon oben angeführt.

Welchem der drei Typen in Bezug auf das Verhalten der Scheiden um die Harzgänge die übrigen Species angehören, würde

sich mit Sicherheit natürlich nur entscheiden lassen, wenn man immer die betreffenden Wurzeln von der Spitze an aufwärts verfolgte, was aus Mangel an Zeit nicht geschehen konnte. Wenn man einmal die verschiedenen Modificationen kennt, wie sich die Vermittelung des Parenchyms mit den Harzgängen in den jungen Wurzeltheilen herstellt, so wäre es zwar interressant, zu sehen, welche der drei Arten am meisten bevorzugt wird, aber jedenfalls ist es nicht sehr wichtig, welcher Art jede Species folgt. Die wenigsten scheinen sich wie Ph. sanguineum zu verhalten, nämlich fast in der ganzen Länge der Wurzel Unterbrechungen in der Scheide zu besitzen. Am nächsten steht dieser Species Ph. populneum C. Koch., da auch hier in einem alten Theile der Wurzel kein Beleg um die Secretbehälter ganz geschlossen war; dieser Wurzel fehlt die verdickte Stereomscheide, doch ist die Rinde von einer starken Peridermschicht umgeben. Unterbrechungen der Belege — auch hier sind speciell die mittleren Kreise der Secretbehälter gemeint — fanden sich ferner in den mässig alten, aber noch nicht ausgebildeten Wurzeltheilen bei Ph. hastifolium C. Koch, Ph. asperatum C. Koch, Ph. crassinervium Lindl. und Ph. fragantissimum Schott. In dem noch jungen Theile der Wurzel bei Ph. grandifolium dagegen waren von den sechs Kreisen der Harzgänge nur bei denen des äussersten und innersten Unterbrechungen in den Belegen vorhanden, während derselbe bei den anderen zwar aus nicht sehr dickwandigen Zellen bestand, aber rings geschlossen war, so dass wir hier den Fall von Ph. pinnatifidum wiederholt finden. Ganz ähnlich verhält sich Ph. radiatum Schott., dem aber die Stereomscheide, welche bei Ph. grandifolium wohl ausgebildet ist, fehlt. Die übrigen untersuchten Wurzeln waren nach dem verholzten Zustande des Xylems zu urtheilen, schon ziemlich alt und die Beschaffenheit der Belege ganz analog denen in alten Wurzeltheilen von Ph. cannaefolium und Ph. pinnatifidum, so dass über die einzelnen kaum etwas Specielles zu bemerken ist. Es waren dies: Ph. lacerum, auffallend durch die Ungleichmässigkeit der sklerenchymatischen Zellen in Grösse und Form; Ph. aculeatum Schott.; Ph. Sinsii Kth., bei welchem Verschmelzungen zweier Canäle mit ihren Belegen, wie bei Ph. cannaefolium erwähnt, anzutreffen sind; Ph. eximium Schott; Ph. erubescens C. Koch; Ph. Houlletianum

und Ph. alba vaginatum; den beiden letzten fehlt die charakteristische Stereomscheide.

Die im Folgenden anzuführenden Fälle sind bei weitem weniger geeignet, die Einrichtungen in den mechanischen Scheiden, durch welche der physiologischen Anforderung des Säfteaustausches entsprochen wird, zu illustriren, als die bisher beschriebenen. Sie werden deshalb auch mehr als Beispiele, dass überhaupt Schutzscheiden um Secretbehälter vorkommen, zu betrachten sein und weniger ausführlicher behandelt werden. —

Im Stamm von Hedera Helix L. lassen sich ihrer Lage nach drei Arten von Harzgängen unterscheiden: erstens in der primären Rinde, also ausserhalb des Phloëms, zweitens im secundären Phloëm und drittens im Marke. Bei denen der ersten Art (s. Fig. 14) wird das Epithel von einer Scheide umgeben, deren Zellen kleiner und dickwandiger als die des anderen Rindengewebes sind, jedoch allmälig in jene übergehen. Stellenweise reicht auch das grosszellige Rindengewebe bis an das Epithel heran, den Kranz der kleineren Zellen unterbrechend. Wir können letzteren als eine nur schwach entwickelte mechanische Scheide betrachten, gewahren aber auch an dieser, dass sie häufig Unterbrechungen zeigt. Ihre Zellen besitzen nicht die Gestalt echter Bastfasern, sondern sind von parenchymatischer Form und nur etwa vier bis sechs mal so lang als breit, ganz ähnlich wie die Epithelzellen selbst, von denen sie sich eben nur durch ihre Wandverdickung auszeichnen. Häufig ist da, wo eine grössere Rindenzelle an das Epithel grenzt, deren angrenzende Wand etwas dicker als ihre anderen Wände. Die Harzgänge im secundären Phloëm besitzen keine Scheide [1]; bei denen im Mark sind die an das Epithel stossenden Wände der benachbarten Zellen verdickt; bisweilen werden diese Harzgänge aber auch von einzelnen kleineren und dickwandigeren Zellen von der Art, wie sie die Scheide um die ersterwähnten Harzgänge bilden, begleitet. Für die Harzgänge im Blattstiel sind die Verhältnisse ähnlich wie für die in der primären Rinde des Stammes, doch sind die das Epithel umgebenden Zellen nur wenig durch geringere Grösse und stärkere

---

1) Abbildung s. de Bary, l. c. p. 212.

Wandverdickung von denen der übrigen Rinde unterschieden. Beim Ansatz des Blattstiels an den Stamm findet eine Verschmelzung der Harzgänge untereinander statt und die so entstandenen gehen in den Stamm selbst über, so dass hier eine continuirliche Verbindung des Secretcanals von Blatt und Stamm vorhanden ist. In der Mittelrippe des Blattes liegen die Harzgänge dicht der Scheide an, welche die dort verlaufenden Gefässbündel umgiebt; einige sind derselben so weit eingesenkt, dass sie zum grössten Theile von ihr umgeben werden und nur noch eine kleine Stelle als Zugang vom Parenchym zum Epithel übrig bleibt (s. Fig. 15). Selbst diese wird öfters noch durch eine oder wenige stärker verdickte Zellen unterbrochen. Wir haben also hier wieder einen Fall der häufigen, schon oben erwähnten Erscheinung, dass sich leitende Elemente an die festen Bestandtheile des mechanischen Systems anlegen.

Wenn schon bei Hedera Helix die Scheide um die Secretbehälter sich nur wenig von dem übrigen Rindengewebe abhebt, so ist dies noch weniger der Fall bei einigen Anacardiaceen, wie Rhus typhina L., Rhus cotinus L. und Pistacia lentiscus L., obgleich man hier um die Secretbehälter in der secundären Rinde zwei bis drei Lagen von Zellen findet, deren Grösse etwas geringer und deren Membran etwas dicker und glänzender ist als die der Zellen des benachbarten Gewebes. Der Unterschied ist aber so gering, dass man schwer sagen kann, ob hier noch besondere dünnwandige Zellen dazwischen als Zugangsstellen vorhanden sind. Dagegen sieht man auf dem Querschnitte in den von den Bastzellen des primären Phloëms gebildeten Bögen deutliche Unterbrechungen, so dass die Communication zwischen der äusseren Rinde und dem secundären Phloëm mit seinen Secretcanälen offenbar durch die hier eintretenden dünnwandigen Zellen vermittelt wird.

Andere Vorkommnisse von Scheiden um intercellulare Secretbehälter in Blatt-, Wurzel- oder Stamm-Organen sind mir nicht bekannt geworden und will ich nur noch den Fall erwähnen, wo man in Früchten Verhältnisse antrifft, welche als mechanische Einrichtungen zum Schutze der Secretbehälter aufzufassen sind. Solche finden sich bei den sog. vittae einiger Umbelliferenfrüchte und den sog. Septaldrüsen mancher Monokotyledonen.

Obgleich über die Oelgänge der Umbelliferen eine ziemlich

reiche Literatur existirt, so ist doch nirgends etwas über das Gewebe gesagt, welches unmittelbar an das Epithel der vittae in den Früchten grenzt. Ich untersuchte daher, in der Voraussetzung, dass sich analog den starken und dicken Pinusnadeln, am ersten in grossen und festen Früchten etwas von mechanischen Einrichtungen finden würde, mehrere Früchte dieser Art. In den meisten jedoch waren die Oelgänge von dünnwandigen Parenchymzellen umgeben, wie dies in den anderen Organen dieser Pflanzen allgemein der Fall ist. Nur bei Orlaya platycarpa war um die Oelgänge, deren Epithel zu einer braunen Schicht zusammengetrocknet war, ein Kranz von kleineren, etwas dickwandigen Zellen vorhanden, der eine Art von Schutzscheide darstellte, doch konnten feinere Structurverhältnisse nicht constatirt werden, da das Material getrocknet war und die zusammengeschrumpften Gewebe nur schwer zu ihrer früheren Beschaffenheit gebracht werden konnten. Ich kann daher nicht sagen, ob Unterbrechungen in dieser Scheide vorhanden waren, was übrigens wegen der geringen Membranverdickung ihrer Zellen auch von wenig Bedeutung sein würde. Bei Thapsia garganica L. findet man in der Umgebung der Oelgänge ein kleinzelliges Gewebe, welches sich scharf abhebt gegen das grosszellige, den grössten Theil der Fruchtknotenwand bildende Parenchym. Diese kleinen Zellen dienen offenbar hier einem mechanischen Zwecke, obgleich sie nicht viel dickwandiger als die grossen Parenchymzellen sind. Entweder bilden sie zu jeder Seite des Oelgangs eine grössere Gruppe oder sie schliessen denselben zum grössten Theile ein; niemals aber umgiebt diese Scheide den Canal vollständig, sondern immer grenzt ein grösserer oder kleinerer Theil der Peripherie des Oelgangs mit seinem Epithel an die dünnwandigen Parenchymzellen an. —

Auf die den Fruchtknoten mancher monokotyler Pflanzen durchsetzenden Septaldrüsen ward ich aufmerksam durch eine Abhandlung von P. Grassmann[1]), in welcher er erwähnt, dass dieselben bei den Bromeliaceen „auf beiden Seiten mit dichten Gruppen von Schutzzellen umgeben sind, da der Fruchtknoten durch diese Einrichtung an Festigkeit verliert und ein Zusammendrücken der Drüsen

1) Die Septaldrüsen. Ihre Verbreitung, Entstehung und Verrichtung. Mit Tafel I u. II. (Flora 1884, No. 7 u. 8.)

leicht vorkommen könnte." Es wäre dies also auch ein Fall, der unter das hier behandelte Thema gehörte. Ich hatte nur wenig Material, an welchem ich genauere Untersuchungen über die Beschaffenheit dieser Schutzscheide hätte anstellen können, aber gerade die von mir untersuchten Fruchtknoten zeigten theilweise überhaupt keine mechanischen Zellen. Auch bei Canna, die sich nach Grassmann in dieser Beziehung wie die Bromeliaceen verhalten soll[1]), habe ich nirgends — ich untersuchte Canna coccinea — mechanische Zellen in Begleitung der Septaldrüsen gefunden. Die Bromeliaceen, deren Früchte mir zur Verfügung standen, waren eine nicht näher bestimmte Species von Vriesea, ferner Bilbergia pyramidalis, Pitcairnia aurantiaca und Pitcairnia racemosa. Nur die beiden Arten von Pitcairnia enthalten in ihren Fruchtknoten sklerenchymatisches Gewebe, das in offenbarer Beziehung zu der Septaldrüse steht. In Folgendem seien die bei P. racemosa angetroffenen Verhältnisse etwas näher beschrieben, wobei sich allerdings keine rechte Uebereinstimmung mit der Beschreibung Grassmann's ergiebt. Denn er sagt: „Die dichten Gruppen von Schutzzellen liegen, über den Spalt gesehen, meist schräg einander gegenüber. Um eine jede dieser umfangreichen Gruppen windet sich der Spalt herum und schlängelt sich so gewissermaassen zwischen den einzelnen Complexen hindurch." Nach meinen Beobachtungen hingegen sind z. B. bei Bilbergia Gefässbündel in solcher Anordnung vorhanden, wie sie in den eben citirten Worten für die Gruppen von Schutzzellen angegeben wird. Dass der genannte Autor, der allerdings meist mit schwachen Vergrösserungen gearbeitet zu haben scheint, jene mit diesen verwechselt habe, ist wohl kaum anzunehmen.

Untersucht man den Fruchtknoten von Pitcairnia racemosa in Querschnitten von unten nach oben fortschreitend, so sieht man da, wo er in den Stiel übergeht, in der Mitte die Septaldrüse als ein mehrfach verästeltes, überall gleich breites Band; auch der von den beiden Epithelschichten eigenschlossene Spalt ist überall von derselben, äusserst geringen Breite. Zahlreiche Gefässbündel, jedes von einer schmalen sklerenchymatischen Scheide umgeben, sind im Gewebe des Fruchtknotens so vertheilt, dass sie theils zwischen den

1) Ebenso von Amaryllideen nach G. Crinum asiaticum.

Windungen der Septaldrüse, theils in dem äussersten Rindenparenchym liegen. Die Septaldrüse selbst wird noch nirgends von mechanischen Zellen begleitet. Solche treten erst etwas weiter oben auf und zwar zunächst in geringer Zahl an den Enden der einzelnen Aeste. Gleichzeitig wie sich die Fächer des Fruchtknotens erweitern, bildet sich in der Mitte der Septaldrüse ein weiterer mit braunem Secret erfüllter Raum. Die äusseren Gefässbündel sind in die Aussenwand des Fruchtknotens getreten und in der Mitte bleiben nur die zwischen den Windungen der Drüse liegenden erhalten. Letztere ist in sechs Hauptäste getheilt, drei gehen in die drei Septen und drei nach den dazwischen liegenden sich immer mehr in das Innere der Höhlungen spitz hervorwölbenden Theilen. Die mechanischen Zellen bilden um einzelne der Enden der Windungen schmale sichelförmige Scheiden. Dabei werden die in die Septen gehenden Theile der Drüse nicht umscheidet und nehmen mit dem Wachsthum der ersteren an Ausdehnung zu; auch in den Septen erweitert sich der Spalt der Drüse zu einer Höhlung von rundlicher oder unregelmässiger Gestalt. Die Ausmündung der Drüse nach aussen findet von der Stelle aus, wo das Perigon sich am Fruchtknoten ansetzt, in dem ganzen oberen Theile desselben in den Septen statt, die also von den betreffenden Drüsenarmen bis zur Aussenwand des Fruchtknotens durchzogen werden. Während die Scheiden an den Enden der mittleren Drüsenäste stärker werden, treten stellenweise auch an anderen Theilen der Drüse mechanische Zellen auf und bilden eine dem Epithel anliegende meist einfache Schicht, die häufig auf grössere oder kleinere Strecken durch dünnwandige Zellen unterbrochen wird, so dass für die Communication der Drüse und des Grundparenchyms hinreichend gesorgt ist. Die ersterwähnten Scheiden ziehen sich darauf mehr nach der Mitte hin, indem sie an den Enden der Drüsenäste dünner werden, so dass letztere, nach kurzer Entfernung, in dem Parenchym endigen. Es macht aber durchaus nicht den Eindruck, als ob die mechanischen Zellen die Drüse vor der Verschliessung des Spaltes schützten, sondern als ob sie ihn im Gegentheil verengten, denn gerade da ist er am engsten, wo auf beiden Seiten stärkere Sklerenchymscheiden an das Epithel angrenzen, und in der Mitte, wo eine weite Höhlung vorhanden ist, wird die Drüsenwandung zum grössten Theil von dünnwandigen

Parenchymzellen umgeben. An einigen Stellen vereinigen sich die sonst durch die beiden Epithelschichten getrennten Scheiden und schneiden so das Ende eines Drüsenastes ganz ab oder es bleibt nur eine einfache Schicht dünnwandiger Zellen an solchen Orten übrig, die jenes Ende mit dem mittleren Theil der Drüse in Verbindung setzt. Eine solche Einschnürung erhält sich meist nicht auf längere Strecken, sondern die Scheidentheile weichen wieder auseinander und der vorige Zusammenhang aller Aeste der Drüse wird wieder hergestellt. Doch beobachtete ich auch, dass ein Theil der Drüse isolirt wurde und zwar so, dass die Verbindung in einem höheren Theil des Fruchtknotens noch bestand und in dem tieferen Theil nicht nur durch die Sklerenchymscheide, sondern auch durch dazwischengetretenes Parenchym unterbrochen war (s. Fig. 16). Der Spalt des isolirten Drüsentheils verengte sich dabei und die Anzahl der Epithelzellen wurde immer geringer, bis man zuletzt nur noch eine kleine Gruppe dünnwandiger Zellen mitten in einem Sklerenchymbündel liegen sah. Als auch jene nicht mehr vorhanden waren, ging dieses in die mechanischen Scheiden zweier benachbarter Gefässbündel über. Querschnitte durch den oberen Theil des Fruchtknotens zeigen, dass nach oben hin die mechanischen Gewebetheile sich immer mehr nach der Mitte zu concentriren und die mittlere Höhlung der Drüse verengen, während gerade in den zwischen den Septen gelegenen Drüsenarmen, die früher von den sklerenchymatischen Scheiden umgeben waren, der Spalt sich erweitert und mit braunem Inhalt füllt. An der Spitze des Fruchtknotens sind drei in die Höhlungen mündende, gefärbten Inhalt führende Drüsen vorhanden. Die Epithelzellen haben sich mehrfach parallel der Länge des Spaltes getheilt; von ihnen aus geht je ein schmaler Streifen dünnwandiger Zellen nach der Mitte. Der übrige Theil der Drüse ist reducirt auf, den früheren Epithelschichten entsprechende, Streifen dünnwandiger Zellen, die durch das Parenchym- oder das den grössten Theil der Mitte einnehmende Sklerenchymgewebe verlaufen. Was schliesslich die Beschaffenheit der Zellen anbetrifft, so besitzen die mechanischen Zellen sklerenchymatische Verdickung und zahlreiche, in schiefe Reihen gestellte, einfache Poren und sind von langgestreckter Form mit prosenchymatischen Enden, sind also richtige Sklerenchymfasern. Die Epithelzellen da-

gegen sind kurz, ziemlich isodiametrisch oder senkrecht zur Richtung des Spaltes gestreckt.

Es erübrigt nun noch zu sehen, ob nicht auch Secretbehälter, welche als Schläuche oder lysigene Drüsen auftreten, mechanische Scheiden besitzen, in denen dann ebenso wie bei denen um intercellulare Canäle Lücken vorhanden sein müssten, damit das Secret in die betreffenden Behälter aus dem übrigen Gewebe abgeschieden werden kann, wie das in der Einleitung auseinander gesetzt ist. In den allermeisten Fällen sind auch diese Secretbehälter im Parenchym gelegen und verhalten sich wie die Milchröhren, von denen de Bary sagt[1]: „sie durchziehen die Theile continuirlich auf weite Strecken, vorzugsweise an turgescente, zumal parenchymatische Elemente angrenzend.“ Einen Fall, wo wirkliche mechanische Zellen um die Secretbehälter auftreten, bieten die gummi- und schleimführenden Gänge der Blattstielperipherie der Marattiaceen, und zwar speciell der Gattung Angiopteris, an der die Verhältnisse in Kurzem beschrieben seien.

Frank giebt in seinen „Beiträgen“ an[2]: „In den Wedeln von Angiopteris evecta Hoffm. finden sich zweierlei Arten von Gummikanälen: in der unter der Epidermis liegenden Zone, aus dickwanwandigen langgestreckten, spindelförmigen Zellen bestehenden Gewebes steigen senkrechte, mit einem dicken Gummi erfüllte Canäle empor; welche nur von den Zellen des allgemeinen Gewebes umgeben sind . . . .“

Die Beschreibung Frank's ist nicht ganz genau, denn man findet im Blattstiel von Angiopteris unter der Epidermis zunächst eine mehrschichtige Lage von parenchymatischen Zellen, auf welche nach innen ein ziemlich starker Bastring folgt. „On rencontre dans la couche du liber un très grand nombre de canaux remplis d'une substance résineuse d'une couleur brune. Ces canaux sont dépourvus de parois propres, mais bordés par les parois des cellules fibreuses. Leur diamètre moyen est de·53 mm. Ils ne se ramifient point, mais chaque canal est isolé et ce continue sur un très grand trajet, quelques uns s'étendent probablement dans toute la longueur

1) l. c. p. 191.
2) l. c. p. 114.

de l'organe." [1]) Ich untersuchte den unteren Theil eines alten Blattstiels von Angiopteris Willinkii und ein jüngeres Blatt von Angiopteris evecta var. pruinosa Hort. Heidelberg. Bei beiden waren die Verhältnisse ganz analoge. In der Peripherie des Blattstiels findet man einen von der Epidermis durch 6—8 Lagen parenchymatischen Zellgewebes getrennten Bastring, der aus eigentlichen mit zahlreichen einfachen, schiefgestellten Poren versehenen, dickwandigen Faserzellen besteht. Im äusseren Theile ist derselbe solide, im inneren aber wieder von zahlreichen Gummikanälen [2]) durchzogen in der von Harting und de Vries beschriebenen Weise. In den meisten derselben lässt sich der gefärbte Inhalt noch deutlich wahrnehmen. Ich konnte nicht constatiren, ob diese Canäle jemals aus dem geschlossenen Bastringe heraustreten, resp. ob dieser durch dünnwandige zu den Canälen führende Zellen unterbrochen wird; jedenfalls werden sie auf beträchtlich lange Strecken hin von den dickwandigen Faserzellen umgeben. Innerhalb dieses Bastrings verlaufen in einer Zone, welche etwa mit jenem gleiche Stärke hat, im Parenchym Gummicanäle, welche ganz wie die im Bastring beschaffen sind und von eben solchen Faserzellen wie dort begleitet werden (s. Fig. 17). Letztere bilden um jeden Canal eine ein- bis zweischichtige, häufig unterbrochene Scheide, die stellenweise auf ein bis zwei den Kanal begleitende Faserzellen reducirt ist, und nur selten einen geschlossenen Ring um ihn bildet. Auf successiven Querschnitten zeigen sich beständige Aenderungen in der Zahl und Anordnung der den Canal umgebenden Zellen, so dass man hier wohl wiederum die Anpassung an die physiologische Forderung der Communication der Secretbehälter mit dem umgebenden Parenchym erkennen kann. Wenn auch das Fasergewebe nicht als leitungsunfähig zu betrachten ist, da es aus noch lebenden Zellen besteht, die bei A. evecta auch etwas Chlorophyll enthalten, so ist doch in ihm der Stoffaustausch von Zelle zu Zelle jedenfalls schwieriger als in den dünnwandigen Parenchymzellen. Der Blattstiel von A. evecta zeigt ein Stück unterhalb der Stelle, wo die Fiederung beginnt, eine

1) Harting et de Vries, Monogr. des Marattiacées. Leide et Dusseldorf, 1853, p. 47.

2) Ueber die Entstehungsweise derselben vergl. de Bary, l. c. p. 214 und Frank, l. c. Fig. 7.

knotige Anschwellung, welche sich den anderen festeren Theilen gegenüber durch ihre Weichheit auszeichnet, vermuthlich also als Gelenk dient. Von derselben Beschaffenheit ist die Basis jedes secundären Blattstiels. Die anatomische Untersuchung ergiebt, dass hier die sklerenchymatischen Faserzellen durch Collenchym vertreten werden. Am Uebergang des Sklerenchyms in das Collenchym sind die Zellen des ersteren dünnwandiger geworden. Gleichzeitig verlieren die Canäle, welche im Parenchym verlaufen, ihre mechanischen Scheiden und werden in der erwähnten knotigen Anschwellung des Blattstiels nur noch von dünnwandigen Zellen umgeben. Durch das Collenchym ist der Verkehr jedenfalls auch ein leichterer als durch das Fasergewebe, so dass für die im ersteren eingeschlossenen Canäle hier gleichsam eine Unterbrechung der Scheide stattfindet. In der Mittelrippe des ganzen Blattes ist nur noch ein schwacher Bastring vorhanden, dessen Zellen auch weniger dickwandig sind. Er umschliesst nicht mehr die Gummicanäle, sondern dieselben verlaufen innerhalb desselben frei im parenchymatischen Gewebe ohne Scheide.

Die andere, schon in dem Citat von Frank angedeutete Art von Secretbehältern, welche im inneren Gewebe des Blattstiels zwischen den Gefässbündeln verlaufen, haben hier für uns kein Interesse, da sie jeder mechanischen Scheide entbehren. —

Schliesslich seien auch die Secretlücken erwähnt, mit denen verschiedene Pflanzenfamilien ausgestattet sind.[1]) Ich glaube nicht, dass um dieselben irgendwo sklerenchymatische Zellen auftreten und nur bei solchen würde zu erwarten sein, dass man auch Unterbrechungen durch dünnwandige Zellen in der Scheide vorfindet. Die Secretlücken liegen gewöhnlich unter der Epidermis oder wenigstens in der äussersten Rinde. Diese ist zur mechanischen Festigkeit des betreffenden Organs bisweilen collenchymatisch verdickt und dann sind die Oellücken auch von collenchymatischen Zellen umgeben. Das Collenchym ist aber, da immer Stellen der Zellwände unverdickt bleiben, nicht hinderlich für den Säfteaustausch wie das Sklerenchym und wenn es vollends nicht sehr stark entwickelt ist, so werden natürlich keine besonderen dünnwandigen

---

1) Siehe de Bary, l. c. p. 216 ff.

Zellen als Zugänge zu den Oellücken auftreten. So z. B. ist im Stamme von Ptelea trifoliata L. unter einer ziemlich dicken Korkschicht und einer Lage von Steinzellen die äussere Rinde collenchymatisch verdickt und geht in die innere parenchymatische Rinde über, welche bis zu den Bastzellen des primären Phloëms reicht. In ersterer liegen grosse, rundliche, tangential etwas abgeplattete Secretbehälter, welche ein Oel enthalten. Sie entstehen erst später, wenn die aus Steinzellen bestehende Aussenscheide zerrissen ist, dicht unter dem Korke, von dem sie durch ein bis zwei Schichten collenchymatischer Zellen getrennt sind. Die Art ihrer Entstehung ist beschrieben und abgebildet in Frank's „Beiträgen zur Physiologie" (p. 214, Taf. IV, Fig. 16). Ganz ähnliche Oellücken finden sich im Blattstiele von Citrus aurantium Risso und Citrus medica Risso. Hier ist die Epidermis noch vorhanden; die subepidermalen Rindenschichten bestehen aus kleineren und dickwandigeren Zellen als die innere Rinde, in welche sie allmälig übergehen. Die kugeligen Secretbehälter liegen meist zwei bis drei Zellschichten von der Epidermis entfernt. Die angrenzenden Zellen sind etwas gegen die Höhlung abgeflacht, im Allgemeinen von derselben Form und Membranstärke wie die anderen Rindenzellen, bisweilen aber nicht unbeträchtlich dickwandiger, so dass sie dann eine Art von Scheide darstellen. Doch finden sich zwischen diesen noch immer einige, deren Wände weniger verdickt sind. Auf dem Längsschnitt ist die Form der Lücken wie die der Zellen fast ganz dieselbe als auf dem Querschnitt.

In den zuletzt erwähnten Fällen kann also eine strenge Unterscheidung zwischen mechanisch wirksamen, den Saftverkehr hindernden und dünnwandigen, die Zugangsstellen bildenden Zellen in der Umgebung der Secretbehälter nicht mehr gemacht werden; doch habe ich geglaubt, sie zur Vervollständigung des bereits Gegebenen mit anführen zu können.

Zum grössten Theile wurde diese Arbeit während des Wintersemesters 1883/84 im botanischen Institut der Universität Berlin unter Leitung des Herrn Professor Schwendener ausgeführt. Diesem, meinem hochverehrten Lehrer, erlaube ich mir an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für die mir zu Theil gewordene

Anregung und gütige Unterstützung auszusprechen. Auch die Herren, welche mir zur Beschaffung des Materials und dergl. in freundlichster Weise behülflich waren, seien meines besten Dankes hiermit versichert.

Heidelberg, August 1884.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1—7. Harzgänge von Pinus-Nadeln im Querschnitt.
1. P. silvestris L. 1:280.
2. P. Peuce Grisb. 1:190.
3. P. Benthamiana Hartw. 1:280.
4. P. montana Dur. 1:190.
5. P. Coulteri Don. 1:240.
6. P. Jeffreyi Murr. 1:240.
7. P. canariensis Sm. 1:240.

Fig. 8—13. Secretbehälter in den Adventivwurzeln von Philodendron im Querschnitt.
8. Ph. Selloum C. Koch. 1:240.
9. Ph. sanguineum Rgl 1:240.
10. Ph. panduraeforme var. bipennifolium. Endigung des Secretbehälters beim Austritt der Wurzel aus dem Stamm. 1:280.
11. Ph. pinnatifidum Kth. Secretbehälter in der mittleren Rinde eines alten Wurzelstückes. 1:240.
12. Ph. pinnatifidum Kth. Secretbehälter in der Rindenperipherie aus demselben Querschnitt wie 11. 1:240.
13. Ph. pinnatifidum Kth. Secretbehälter aus der mittleren Rinde, $\frac{1}{2}$ cm über der Wurzelspitze geschnitten. 1:240.

Fig. 14. Hedera Helix L. Querschnitt eines Harzgangs in der Rinde des grünen Stammes. 1:240.

Fig. 15. Hedera Helix L. Querschnitt eines der Gefässbündelscheide anliegenden Harzganges im Mittelnerv des Blattes. 1:240.

Fig. 16. Pitcairnia racemosa. Theil einer Septaldrüse aus dem Fruchtknoten. Querschnitt. *i* nach der Mitte, *a* nach der Höhlung des Fruchtknotens zu gelegener Theil; *gg* angrenzende Gefässbündel. 1:240.

Fig. 17. Angiopteris Willinkii. Gummigang aus der Blattstielperipherie. Querschnitt. *G* Gummigang. 1:240.

302

Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen.

Von

A. Tschirch.

Hierzu Tafel VIII, IX und X.

Seitdem Schwendener[1]) speciell für die Monocotylen nachgewiesen hatte, dass die lang gestreckten und stark verdickten Sclerenchymelemente, die Bastfasern, die Schwendener Stereïden (Bastfasern, mechanische Elemente) nannte, in der Pflanze allein mechanischen Zwecken dienen und als ein besonderes Gewebesystem — Stereom — den übrigen Gewebesystemen gegenüber gestellt und als das specifisch mechanische betrachtet werden muss, sind die in Schwendener's Hauptwerk entwickelten Sätze wiederholentlich von seinen Schülern weiter verfolgt und soweit diese die mechanischen Leistungen der Gewebe betreffen, namentlich von Ambronn[2]), auch auf das Collenchym ausgedehnt worden.

Während einige der Schüler Schwendener's versuchten, die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise auch auf die anderen Gewebesysteme zu übertragen und hier, wie es Schwendener für das Stereom in völlig befriedigender Weise gethan, ebenfalls die Beziehungen zwischen Bau und Anordnung einer- und Funktion anderer-

---

1) In seinem Hauptwerke: Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.

2) Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. Pringsheims Jahrbücher, XII (1881).

seits festzustellen[1]) — waren andere bestrebt, die Lücken auszufüllen, die bei der Unzahl von Variationen in der Anordnung der specifisch mechanischen Elemente (der Bastzellen) in Schwendener's zusammenfassender Darstellung, die nicht auf so viele Einzelheiten eingehen konnte, nothwendig bleiben mussten[2]), oder aber sie machten es sich zur Aufgabe, die Grundprobleme des „mechanischen Princips" an besonders prägnanten Beispielen zu exemplificiren, ihre Giltigkeit zu erweitern und so der Theorie neue Stützen zuzuführen[3]).

In erster Linie waren es Haberlandt und Ambronn, die der neuen Lehre neue Gesichtspunkte abzugewinnen wussten und dieselbe wesentlich durch Beobachtungen und Deutungen bereicherten.

So haben die Untersuchungen Haberlandt's[4]) gezeigt, dass das mechanische Gewebesystem entwickelungsgeschichtlich keine Einheit darstellt, also nur von physiologischen Gesichtspunkten aus betrachtet als nothwendig zusammengehörig erscheint, dass also die Ausbildung der mechanischen Gewebselemente niemals aus morphologisch-anatomischen Gesichtspunkten, sondern lediglich aus gewissen physiologischen Vortheilen zu erklären ist. Mechanische Elemente entstehen eben überall nur da, wo sie zur Herstellung der nöthigen Druck-, Zug- und Biegungsfestigkeit nöthig sind und ist es dabei gleichgiltig, welche Gewebselemente ihrer Entwickelung als Ausgangsglieder dienen.

---

1) So für das Assimilationsgewebe: G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilirenden Gewebesystems der Pflanzen (Pringsh. Jahrbücher XIII, p. 1, 1881). — Für das Epidermalgewebe: M. Westermaier, Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems (Pringsh. Jahrb. XIV, p. 43, 1883).

2) Hierher gehören die Arbeiten von M. Westermaier, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems (Monatsber. der Berliner Akademie, Januar 1881). I. II. III.

3) So z. B. Weinzierl, Beiträge zur Lehre von der Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Gewebe und Organe. (Sitzungsber. d. Wiener Akad., Octob. 1877, Bd. 77.) — Tschirch, Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis R. Br. (Abhandlungen des botan. Vereins der Provinz Brandenburg. 1881. XXIII, p. 1.)

4) Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Leipzig 1879.

Ferner erwies es sich als lohnend, die Fälle aufzusuchen und zu erörtern, wo zwei Gewebesysteme[1]) in ihren Bedürfnissen collidiren, so z. B. wo das Assimilationsgewebesystem, das vermöge seines Lichtbedürfnisses und das mechanische Gewebesystem, das, um die mechanischen Vortheile der peripherischen Lage zu erlangen, nach aussen strebt — sich um die Peripherie des Organes streiten oder wo das mechanische Gewebesystem den Ausfall, den seine (mechanische) Leistungsfähigkeit durch die im Interesse des ernährungs-physiologischen Gewebes nothwendige Unterbrechung desselben durch die Athemhöhlen der Spaltöffnungen erleidet, durch mannigfache Einrichtungen wieder auszugleichen sucht.

So sind die Grundsätze Schwendener's nach vielen Seiten hin erweitert und durch neue Beispiele fester begründet worden. Immerhin ist noch gar manches Problem, selbst des mechanischen Gewebesystems, als ungelöst zu betrachten.

Im Folgenden habe ich versucht, zwei Fragen näher zu treten, die von Schwendener entweder nur flüchtig berührt oder gar nicht behandelt worden sind. Das ist einmal die Frage nach der Funktion der Stein- oder Stabzellen und alsdann die Frage nach der Funktion der Bastzellen in den jungen Rinden dicotyler Laubhölzer. Beide Fragen stehen, wie wir sehen werden, in einiger Verbindung mit einander, ich werde daher die zweite gelegentlich der Besprechung der mechanischen Einrichtungen in den Rinden überhaupt abhandeln.

I. Die mechanische Funktion der Sclereïden.

Neben den sehr langgestreckten, an beiden Seiten zugespitzten, meist stark verdickten und mit linksschiefen Poren versehenen Stereïden oder Bastzellen kommen im Pflanzenreiche bekanntlich

1) Haberlandt (Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe etc. p. 569) unterscheidet drei anatomisch-physiologische Hauptsysteme: das Hautsystem, das Skeletsystem und das Ernährungssystem.

noch andere stark verdickte Zellen vor. Man hat dieselben bald Sclerenchymzellen [1]), bald Stein- oder Stabzellen [2]), oder Steinelemente [3]), auch Spindelfasern [4]), Ophiurenzellen [5]), Knochen- oder Strebezellen [6]) genannt, sie nach ihrer Form, sowie anderen äusseren Merkmalen unterschieden — bezüglich ihrer Funktion aber bisher wenig oder nichts ermitteln können.

Da ich im Folgenden den Versuch machen will, die mechanische Funktion wenigstens einiger dieser Zellformen sicher zu stellen, und für die übrigen eine solche wenigstens wahrscheinlich zu machen, drängt sich zunächst die Frage auf, ob man diesen Zellen nicht einen gemeinsamen Namen geben könne, der ihre mechanische Funktion ausdrückt und schon von vornherein sie als zusammengehörig erkennen lässt. Allein dagegen kann geltend gemacht werden, dass ein gemeinsamer Name nur dann berechtigt erscheint, wenn die Gemeinsamkeit der Funktion bei allen sicher gestellt und bei allen die gleiche ist. Nun bin ich allerdings der Ansicht, dass die stark verdickten Zellen, welche ausser den Stereïden in den Vegetationsorganen der Pflanze vorkommen, sicher eine mechanische Funktion besitzen oder doch jedenfalls besessen haben und dass absolut nichts sich dafür anführen lässt, dass sie eine andere, etwa eine ernährungs-physiologische Rolle spielen, und die Materialanhäufung in

---

1) Dieser Name rührt von Mettenius her (Abhandl. d. K. sächs. Ges. d. Wissensch. IX, p. 432). Derselbe brauchte ihn für alle verdickten Zellen, also auch für die Stereïden. Mit Recht hat Schwendener die letzteren, als er ihre Funktion erkannt hatte, durch eine besondere Bezeichnung von den übrigen verdickten Zellen abgetrennt.

2) So vornehmlich in den Rinden dikotyler Hölzer.

3) Diese Bezeichnung ist namentlich für die im Fruchtfleische der Pomaceen liegenden dickwandigen Zellen gebräuchlich.

4) oder Spicularzellen (Spicular cells Hooker, Transact. of the Linnean Society, vol. XXIV) sind die grossen langgestreckten Sclerenchymelemente bei Welwitschia mirabilis genannt worden (vergl. auch de Bary, Vergleichende Anatomie, p. 140).

5) ophiuridlika nennt Bengt Jönsson (bidrag till Kännedomen om bladets anatomiska byggnad hos Proteacerna, Dissertation, Lund 1880, p. 49) die sternartig verzweigten Zellen der Proteaceenblätter.

6) So nannte ich die knochenförmigen Zellen in der Randpartie der Blätter von Hakea (Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort etc. Linnaea IX, 1881, p. 139), auch Haberlandt adoptirte diesen Ausdruck (a. a. O. p. 622).

der Membran zum Zwecke der Aufspeicherung von Reservestoffen geschehe; allein es ist, wie gesagt, sehr schwer, in allen Fällen mit Bestimmtheit die physiologische Rolle dieser Zellen zu ermitteln, da, wie der Befund bei den Pomaceenfrüchten zeigt, die Erklärung für ihr Auftreten bisweilen nur in der phylogenetischen Entwickelung zu finden ist[1]) und wir diese Steinzellen, wenigstens dann und wann, als rudimentäre Ueberbleibsel, die funktionslos geworden sind, betrachten müssen.

Wenn Haberlandt sagt[2]): „Aus der blossen Membranverdickung, mag dieselbe auch noch so stark sein, darf man nicht ohne Weiteres auf eine mechanische Funktion der betreffenden Zelle schliessen“ und dann das Beispiel der Dattel mit den Worten heranzieht: „es lehrt uns dies in sehr eindringlicher Weise das Endosperm der Dattel und verschiedener anderer Palmen, in welchen die stark verdickten Zellwandungen einen Reservestoff vorstellen, der bei der Keimung gelöst und den wachsenden Organen der Keimpflanze zugeführt wird“ — so ist dagegen zu erwidern, dass wir niemals im normalen Lebensprozesse der Pflanzen mit stark verdickten Sclerenchymelementen in den vegetativen Organen eine Resorption der starkwandigen Membranen dieser Zellen — wie dies bei der Dattel und anderen Samen stattfindet — beobachten, was doch in erster Linie nothwendig wäre, um die Bedeutung der Verdickung als Reservestoffaufspeicherung wahrscheinlich zu machen, die Zellen bleiben vielmehr das Leben der Pflanze hindurch *in toto* erhalten, ja werden sogar bisweilen (bei vielen Laubhölzern) bei eintretender endogener Korkbildung, ohne dass zuvor ihre Membranverdickung resorbirt und für die Pflanze nutzbar gemacht worden wäre, intakt abgeworfen. Es gilt also von ihnen völlig das Gleiche wie von den bekanntlich enorm verdickten Steinzellen der Samenschalen, die gleichfalls für die Entwickelung der Pflanze absolut ohne jede ernährungs-physiologische Bedeutung bleiben, so wichtig sie auch in mechanischer Beziehung für dieselbe sind.

Nach alledem bleibt uns also nur übrig, die Membranverdickung

1) H. Potonié, Ueber die Bedeutung der Steinkörper im Fruchtfleische der Birnen und der Pomaceen etc. überhaupt, Kosmos IV, Heft 7, p. 33.

2) Die physiologischen Leistungen etc., p. 600.

auf eine mechanische Funktion dieser Zellen zurückzuführen und in den Fällen — wie bei den isolirten ohne Verbindung mit Stereïden auftretenden Sclerenchymelementen in den Rinden vieler Laubhölzer — wo der Nachweis einer mechanischen Funktion nicht gelingen will und voraussichtlich auch niemals gelingen wird, anzunehmen, dass sie eine mechanische Funktion besessen haben, deren sie verlustig gegangen sind [1]).

Gegen das Bedenkliche dieser letzteren Anschauungsweise, sie als funktionslose Rudimente zu betrachten, verschliesse ich mich durchaus nicht — allein es giebt meiner Ansicht nach eine andere plausible Erklärung nicht, wenn man nicht auf die älteste Deutung, dass sie pathologische Bildungen [2]) seien, zurückgehen will.

Jedenfalls empfiehlt es sich wenigstens, einen gemeinsamen Namen für die so mannigfach gestalteten Zellen, deren einzige gemeinsame morphologische Merkmale, die starke Verdickung der Membran und der Reichthum an Poren [3]) sowie die — gegenüber den Stereïden — relativ geringe Grösse des Längendurchmessers [4]) sind — zu wählen.

Ich schlage vor, alle dickwandigen Zellen, soweit dieselben nicht Bastzellen sind, als Sclerenchymzellen (im engeren Sinne) oder kurz Sclereïden zu benennen und von den Stereïden abzugrenzen, die einzelnen Formen der Sclereïden aber durch hinzugefügte, von der Form oder anderen Merkmalen hergeleitete, markante Epitheta zu kennzeichnen, so die Steinzellen in den Rinden und Früchten als Brachysclereïden oder Bracheïden, die sternförmigen Ophiurenzellen Jönsson's als Astrosclereïden, die

1) Darauf deutet besonders der Fall bei den Pomaceenfrüchten (vgl. weiter oben).

2) Die eigenthümlichen „Nester“ in den älteren Rinden unserer Holzpflanzen die scharf gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt sind und oft sogar nur locker damit in Verbindung stehen, machen auf den ersten Blick wohl den Eindruck, als seien es aus dem Leben der Pflanze ausgeschiedene Zellkomplexe oder pathologische Concretionen, die für die Pflanze ohne jede weitere Bedeutung sind.

3) Dieses Merkmal trifft nicht immer zu.

4) Die starke Verholzung der Membran, die man freilich oftmals beobachtet, ist jedoch nicht allen Sclerenchymelementen gemeinsam. So z. B. sind die Astrosclereïden (vergl. weiter unten) und die Osteosclereïden nur sehr wenig oder gar nicht, die Brachysclereïden dagegen sehr stark und meist durch die ganze Membran verholzt.

knochenförmigen Zellen der Hakea-Arten als Osteosclereïden u. s. f. zu bezeichnen. Jedenfalls wünsche ich durch Subsummirung aller genannten Zellformen unter einen gemeinsamen Begriff auch auszudrücken, dass ich allen diesen Zellen eine gemeinsame Funktion supponire; für einige derselben glaube ich im Folgenden den Nachweis bringen zu können, „dass ihr Bau sowohl wie ihre Anordnung von mechanischen Prinzipien beherrscht und geregelt" wird.

Ich gehe nun zur Betrachtung einer Anzahl von Fällen über, wo die mechanische Funktion der Sclereïden deutlich erkennbar ist.

1. Constructionen auf radialen Druck mit Hilfe von Sclereïden.

Während bei den Rhizomen vieler Monocotylen, welche auf radial wirkenden Erd- bezw. Wasserdruck in Anspruch genommen werden, meist nur der im Querschnitt möglichst genau runde, continuirliche Hohlcylinder angewendet wird[1]), der nur relativ selten durch radiale Verstrebungen (Carex brizoides und Schreberi) oder netzartige Versteifungen (Carex stricta) eine höhere Festigkeit erhält, finden wir bei den oberirdischen Organen, die auf radialen Druck in Anspruch genommen werden, diese Verstrebungen häufiger.

In erster Linie steht hier Hakea. Schon an anderer Stelle[2]) habe ich darauf hingewiesen, dass die senkrecht zur Längsrichtung der cylindrischen Blattorgane gestreckten knochenförmigen Zellen[3]) — Osteosclereïden —, die mit ihren breiten oft sogar handförmig verzweigten Enden (mit denen sie besonders auf der Blattoberseite vielfach mit einander verflochten sind)[4]) sich einerseits an die feste Epidermis, andererseits an das sehr starkwandige Mark anlegen, voraussichtlich Constructionen auf radialen Druck repräsentiren, die den Zweck haben, dem beim Austrocknen der

1) Derselbe ist hier natürlich nicht durch isolirte Bastbündel zu ersetzen.

2) Linnaea IX. (1881) p. 164.

3) Vergl. H. v. Mohl, Die Spaltöffnungen der Proteaceen, Vermischte Schriften. — B. Jönsson a. a. O. Taf. I, Fig. 1, 12.

4) Jönsson a. a. O. Taf. I, Fig. 4, 3.

Blätter während der heissen Jahreszeit[1]) eintretenden Contractionsbestreben der Epidermis entgegenzuwirken und so die durch die Contractionen unfehlbar sonst eintretenden Verzerrungen und Zerreissungen der Zellen des grünen Gewebes unmöglich zu machen.

Thatsächlich tritt denn auch, wie neuerdings angestellte Versuche mich belehrt haben, beim Austrocknen älterer Hakeablätter[2]) so gut wie gar keine Contraction ein: der Querschnitt bleibt in seinen Umrissen völlig unverändert.

Die Form dieser Zellen, der Osteosclereïden, ist trotz mancher Varianten doch im Allgemeinen dieselbe. Bei Hakea suaveolens und pachyphyllos sind sie mehr oder weniger knochenförmig, bei Hakea Baxteri fand ich sie oft T-trägerartig; bei Hakea saligna ist namentlich das nach dem Marke zu gelegene Ende vielfach verzweigt: ein Fall, der auch sonst nicht selten ist. Sehr schön ist das fussartig vielgetheilte äussere Ende der „Strebezellen" — wie man diese Osteosclereïden auch, um ihre mechanische Funktion auszudrücken, nennen kann — bei Hakea cyclocarpa und Baxteri zu beobachten. Auf Oberflächenschnitten durch das Blatt dieser Pflanzen sieht man deutlich, wie die einzelnen Zweige des Fusses sich einmal fest an die Epidermis anschmiegen und zudem noch tangential mit einander verbunden und verflochten sind.

Ebenso wie bei den Hakea-Arten besitzen auch Protea, Rhopala, Stenocarpus und Isopogon derartige radiale Verstrebungen im Blatte. Bei Restio mikrostachys gleichen die Osteosclereïden in ihrer Form vollständig denen der Hakea suaveolens, bei Rhopala brasiliensis tritt eine starke tangentiale Streckung des äusseren Fussendes ein, ja bisweilen biegt sich die Zelle sogar rechtwinklig unter der Epidermis um. Bei den Theaarten, wo die Sclereïden die gleiche Funktion zu besitzen scheinen, verbinden sie oftmals Epidermis mit Epidermis[3]).

---

1) Vergl. meine Schilderung der klimatischen Verhältnisse Australiens in Linnaea IX, 1881, p. 209.

2) Ich verwendete zu den Versuchen die Blätter von Hakea suaveolens.

3) Flückiger und Tschirch, Grundlagen der Pharmakognosie, 1885, p. 175. Fig. 116.

Eine ähnliche Construction zu gleichem Zwecke finden wir bei Kingia australis R. Br.[1]), während jedoch bei Hakea und den sich ähnlich verhaltenden (Restio, Rhopala, Isopogon, Stenocarpus u. a.) vereinzelte säulenartige Zellen diesen Dienst verrichten und als „Strebezellen" oder „Säulenzellen", wie sie Haberlandt, der sich meiner Auffassung anschliesst[2]), nennt, dienen, finden wir bei Kingia durch seitliche Verwachsung vieler, in radialer Richtung gestreckter Brachysclereïden entstandene „Strebewände"[3]), welche ebenfalls die dickwandige Epidermis mit dem Markgewebe verbinden und durch die sehr deutliche radiale Streckung der sie zusammensetzenden Zellen gleichfalls aufs Klarste den mit solchen Constructionen verfolgten Zweck: Festigkeit gegen radialen Druck herzustellen, erkennen lassen. Ein mit einem Blatte von Kingia australis angestellter Versuch zeigte denn auch in der That, dass beim Austrocknen eine irgend nennbare Verkleinerung des Querschnittes nicht stattfindet. Der Zweck der Einrichtung ist hier also offenbar derselbe wie bei Hakea und den ähnlich wie Hakea gebauten Pflanzen.

Ob auch die bekannten Spicularzellen der Welwitschia mirabilis (zum Theil wenigstens) hierher zu rechnen sind, lasse ich dahingestellt. Die meisten dieser Zellen sind zwar durch die ganze Masse des Blattes unregelmässig verstreut[4]), allein wiederholentlich habe ich auch Zellen gefunden, die radial gestreckt und durch das ganze Palissadengewebe reichend, dadurch, dass sie sich breit fussförmig an Epidermis und Mesophyll anlegen, ein den Osteosclereïden der Hakea analoges Verhalten zeigen und wohl mit zur Erhaltung des Querschnittes der Blätter dieser in den heissen südafrikanischen Gegenden heimischen Pflanze dienen.

Gleichfalls als Constructionen auf radialen Druck sind die in der Palissadenschicht des Blattes von Olea europaea auftretenden[5]),

---

1) Vergl. Tschirch, Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis R. Br. (Abhandl. d. botan. Ver. d. Prov. Brandenburg, XXIII, p. 1).

2) Physiologische Leistungen, p. 622.

3) Vergl. die Tafel zu der oben (Anm. 1) genannten Arbeit.

4) Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie p. 425.

5) Vergl. meine Skizze des Blattquerschnittes dieser Pflanze in Linnaea IX, 1881, Taf. II, Fig. 22.

radial gestreckten Bastzellen (Stereïden) und jene die beiden Epidermisseiten verbindenden bei Olea fragrans aufzufassen.

Es sind dies die einzigen mir bisher bekannt gewordenen Constructionen auf radialen Druck bei Blättern. Es ist jedoch nicht auffallend, dass derartige Einrichtungen relativ selten sind, denn offenbar sind dieselben nur bei Pflanzen, welche trockene Gebiete bewohnen und die wenig Schutzmittel gegen übergrosse Verdunstung — etwa vertiefte Spaltöffnungen oder dergl. — besitzen, nothwendig, denn im Allgemeinen wird ja Stamm und Blatt nicht wie Wurzel und Rhizom auf radialen Druck in Anspruch genommen.

Bei den Samenschalen jedoch begegnen wir den radial gestreckten Sclerenchymelementen wieder.

Hier bilden die oft bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Brachysclereïden (in einer Schicht wenigstens) palissadenartig [1]) neben einander gestellte Zellen, deren radiale oder schief radiale Streckung darauf deutet, dass wir in ihnen Constructionen auf radialen Druck vor uns haben. Obgleich nun zwar die radial gestellten Bracheïden hier sehr häufig angetroffen werden, so kommen doch auch häufig in der Längsrichtung gestreckte Formen vor. Die ganze Struktur der Samenschale deutet eben darauf, dass es bei dem auf die Samenreife nothwendig folgenden Austrocknen der Samen nicht allein, ja nicht einmal vornehmlich auf die Erhaltung des Samenquerschnittes ankommt, sondern dass vielmehr die Festigkeit der Samenschale gegen Zerreissen — beim abwechselnden Austrocknen und Befeuchten und beim Zusammenziehen des Bodens — für den ruhenden Samen in erster Linie wichtig ist, da die Samenschale ausschliesslich die Funktion besitzt, den Samen gegen äussere Verletzung und gegen das Eindringen von pflanzlichen und thierischen Parasiten zu schützen. Dieser Funktion wird, abgesehen von einer starken Verdickung der Zellen, durch mannigfaltige Lagerung der Elemente in den verschiedenen Schichten entsprochen — so zwar, dass die eine der Schichten als Anpassung an radialen Druck, die andere zur Herstellung der nöthigen Biegungsfestigkeit, und eine dritte durch durcheinander geflochtene und mit ihren Aus-

1) Die Schreibweise Palissade (von palus, nicht pallus, der Pfahl) ist die richtigere; vergl. Flückiger und Tschirch a. a. O. p. 184.

buchtungen in einander greifende Zellen zur Herstellung der genügenden Festigkeit gegenüber in tangentialer Richtung einwirkenden zerreissenden Kräften dient.

So bieten die meisten Samenschalen [1]) ein vollständiges System von Festigungseinrichtungen, welches es, vermöge der vielseitigen Anordnung der Zellen, ermöglicht, dass die Umhüllungen der Reservestoffbehälter in ausreichender Weise den beim Austrocknen der Samen und dem Druck und Schub der drückenden, biegenden und schiebenden umgebenden Erdmassen auf sie einwirkenden Kräften wirkungsvoll begegnen können.

Auf eine ausführliche Behandlung der mechanischen Einrichtungen der Samen, so weit dieselben die Bracheïden betreffen, komme ich an anderer Stelle ausführlicher zurück — hier sei nur noch einmal hervorgehoben, dass auch bei den dickwandigen Zellen der Samen an eine andere als mechanische Funktion nicht gedacht werden kann.

2. Die mechanischen Einrichtungen in den Rinden der dikotylen Holzpflanzen.

Bei Weitem die meiste Verbreitung besitzen die Brachysclereïden in den Rinden [2]). Es ist bekannt, dass hier neben den Stereïden sehr häufig theils einzelne, theils zu Nestern vereinigte, theils mit dem Stereom verbundene, oder einzelne nicht mit Stereïden verbundene Sclereïden anzutreffen sind. Um ihre mechanische Funktion zu verstehen, ist es zunächst noth-

---

1) Ausgenommen sind natürlich alle die Fälle, wo ein festgebautes Endosperm die Funktion der Samenschale übernommen hat, vergl. Bachmann, Darstellung der Entwickelungsgeschichte und des Baues der Samenschalen der Scrophularineen, Nov. Act. d. Leopold. Coroling. Akademie, XLIII, (1) 1881 und Strandmark, Bidrigg till kännedomen om fröskalets byggnad. Lund 1874.

2) Es ist im Folgenden nicht meine Absicht, eine Reihe von anatomischen Details über den Bau der Rinden zu geben — in dem Werke von Möller, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882, besitzen wir ja eine umfassende Behandlung des Stoffes — auch handelt es sich nicht darum, ob die zu beschreibenden anatomischen Verhältnisse von mir zuerst oder schon von anderen z. Th. gesehen worden sind, mir kam es vielmehr einzig und allein auf die Deutung der anatomischen Verhältnisse im Sinne der Gewebephysiologie an.

wendig, einen Blick auf die Funktion der Stereïden in den Rinden zu werfen.

Schwendener sagt in seinem „mechanischen Princip" (p. 142): „Wenn es wahr ist, dass die Bastzellen, das Libriform und die bastähnlichen Collenchymzellen bei den Monocotylen die specifisch-mechanischen Elemente sind, deren Vertheilung nach den Grundsätzen der Mechanik stattfindet, so ist vor Allem ein unabweisbares Bedürfniss die Richtigkeit dieser Anschauungsweise auch für die Dikotylen darzuthun, denn es ist allbekannt, dass hier genau dieselben Zellformen wiederkehren und es wäre ungereimt, denselben nun eine andere Bedeutung zuschreiben zu müssen." Am Schlusse seiner Abhandlung hat er denn auch eine Anzahl von Bautypen aufgeführt, bei denen die principielle Uebereinstimmung mit den Monocotylen klar hervortritt.

Es ist von vornherein klar, dass bei den dikotylen Holzpflanzen sobald der Holzcylinder irgend erstarkt und genügend entwickelt ist, dieser den an den Baum gestellten mechanischen Anforderungen vollauf genügen wird; wenigstens, dass er ausreicht, die nöthige Biegungsfestigkeit des Stammes herzustellen, vorausgesetzt natürlich, dass die in erster Linie mechanisch wirksamen Libriformzellen [1]) (und Holzzellen) gegenüber dem Holzparenchym und den Gefässen, in grösserer Zahl vorhanden sind. Denn obgleich die letzteren durch die Ring- und Spiralverdickungen ihrer Wandungen zeigen, dass auch sie mechanischen Anforderungen genügen, so darf man doch niemals vergessen, dass diese Aussteifungen der Röhrenwand der Gefässe nichts weiter als Constructionen auf radialen Druck sind, diemit der Biegungsfestigkeit des Stammes nichts zu thun haben. Wenn also die Untersuchung der älteren Dikotylenstämme, bei denen der Rindendurchmesser nur den zehnten, ja zwanzigsten Theil des Gesammtdurchmessers ausmacht, einen Erfolg für die Deutung der Bastzellen als Festigungselemente in den Rinden von vornherein nicht erwarten liess, so war auch von der Untersuchung der krautartigen, besonders der annuellen Dikotylen wenig Erfolg zu erwarten. Denn hier übernimmt, wie namentlich Ambronn ausführlich gezeigt hat, das Collenchym in den meisten Fällen die mechanische Festi-

1) Die Sklerenchymfasern des Holzes (de Bary).

gung der Organe. Ich wurde also von vornherein auf die Untersuchung der jüngeren, ein- bis fünfjährigen Zweige der Laubhölzer gelenkt, bei denen der Holzcylinder noch nicht derartig erstarkt ist, dass er der Unterstützung der mechanischen Elemente der Rinde gänzlich entrathen könnte. Wenn den Stereïden und Sclereïden eine mechanische Funktion in den Rinden zukam — und sie musste sich nothwendig nachweisen lassen, wenn Schwendener's Princip richtig war — so war in erster Linie von der Untersuchung junger Zweige Aufschluss zu erwarten. Ausser bei diesen war auch durch Untersuchung der Vertheilung der mechanischen Elemente bei den kletternden Pflanzen und den Pflanzen mit hängenden Zweigen eine Lösung der Frage anzubahnen möglich.

Betrachten wir zunächst die letzteren. Wenn wir eine gewöhnliche Esche mit einer Traueresche in mechanischer Beziehung vergleichen, so tritt zunächst an uns die Frage heran, ob sich nicht im Bau der Rinde Anhaltspunkte finden möchten, die darauf deuten, dass entsprechend der in dem einen Falle grösseren mechanischen Inanspruchnahme auch festere mechanische Constructionen von der Pflanze gewählt werden. Denn es ist von vornherein klar, dass die hängenden Zweige des Fraxinus excelsior var. pendula ungleich weniger auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen werden als die des Fraxinus excelsior ohne hängende Zweige. Der Bau des Holzes ist in beiden Fällen der gleiche und so konnte, wenn überhaupt, nur im Bau der Rinde eine Differenz hervortreten.

Die einjährigen Zweige der Esche besitzen in ihrer Rinde (im radialen Durchmesser) etwa 7 Zellschichten dicke Stereïdengruppen, die durch sehr zahlreiche tangential gestreckte Sclereïden mit einander verbunden sind (Fig. 19). Wie ich später zeigen werde, besitzen die tangentialen Bracheïdenverbände eine für die Biegungsfestigkeit des Organs wichtige mechanische Funktion. Sie sind hier im Verhältniss zum Querschnitt des Organs relativ mächtig entwickelt, die Wände der Zellen stark verdickt. Bei den einjährigen hängenden Zweigen der var. pendula liegen in der Rinde zwar gleichfalls Stereïdengruppen, allein dieselben sind einmal nicht so reich an Stereïden, als die entsprechenden bei dem normalen Fraxinus excelsior und alsdann fehlen ihnen die begleitenden

und verbindenden Bracheïden entweder ganz oder dieselben sind doch viel weniger zahlreich als bei der gewöhnlichen Esche (Fig. 20). Auch ist die Wandung der wenigen ausgebildeten lange nicht so stark verdickt. All' dies zeigt zur Genüge, dass die mechanischen Elemente der Rinde (sowohl Stereïden als Bracheïden) eine mechanische Funktion auch hier besitzen und zwar zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit dienen. Für die ersteren, die Stereïden allein, lässt sich dies auch aus einer Vergleichung der einjährigen Zweige der Salix caprea mit denen der Salix caprea var. pendula erschliessen. In der Rinde der letzteren sind die Stereïdengruppen viel individuenärmer als bei der normalen Salix caprea.

Immerhin ist in den Fällen, wo die gleiche Art mit hängenden und aufrechten Zweigen vorkommt, die Differenz in Zahl und Anordnung der mechanischen Elemente nicht sehr gross, da einmal die Zweige der hängenden Form noch immerhin ziemlich stark auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen werden und ferner nicht wohl anzunehmen ist, dass sich tiefgreifende anatomische Unterschiede im Bau derselben Art innerhalb der relativ kurzen Zeit, in der die hängende Form entstand, ausbilden werden. Dass jedoch eine Differenz besteht, ist bemerkenswerth und giebt uns einen Fingerzeig für das Verständniss der mechanischen Funktion der dickwandigen Rindenelemente.

Auch die vergleichende Anatomie der Kletterpflanzen versprach günstige Resultate, denn da diese Pflanzen, die unfähig sind, ohne Stütze zu wachsen, da sie vermöge der grossen Zahl und Weitlumigkeit der Gefässe auch im Holzcylinder nur so weit fest gebaut sind, dass sie den elementarsten mechanischen Ansprüchen genügen — in Folge ihrer biologischen Verhältnisse gar nicht oder nur wenig mechanisch in Anspruch genommen werden, so war von vornherein zu erwarten, dass auch die mechanischen Elemente der Rinde, soweit dieselben nicht lokalmechanischen Zwecken dienen (wie die inneren Bastlagen bei Vitis), der Regel nach nur spärlich entwickelt sein würden. Das ist denn auch, wenigstens in vielen Fällen, thatsächlich der Fall.

Ampelopsis, Hedera, Celastrus scandens, um nur einige Beispiele anzuführen, besitzen in der Rinde, trotzdem dieselbe (oft) gegenüber dem Holzkörper eine gewaltige Dicke besitzt, doch nur

spärliche Bastzellgruppen, deren mechanischer Werth bei Celastrus noch dadurch vermindert wird, dass die bandförmig gefalteten und verbogenen Stereïden, die mit ihren Faltungen meist nicht ineinander greifen[1]), trotzdem sie zu Gruppen vereinigt in der äusseren Rinde liegen, doch vom mechanischen Standpunkte durch den Mangel des festen tangentialen Verbandes nur wie isolirte Bastzellen wirken. Durch diesen auffallenden Mangel an die Biegungsfestigkeit erhöhenden mechanischen Elementen in der Rinde der kletternden Pflanzen, die dieselben ja entbehren können, sehen wir die Vorstellung bestätigt, dass die ersteren einen integrirenden Bestandtheil des biegungsfesten Gerüstes dikotyler Holzpflanzen ausmachen müssen.

In einigen Fällen freilich, wo der Holzkörper auffallend grosse Gefässe besitzt, sehen wir in der Rinde starke mechanische Constructionen auch bei Pflanzen, die der Stütze bedürfen, auftreten. So in den jüngeren Trieben von Vitis und bei Glycine[2]). Bei Vitis sind — abgesehen von den jährlich sich vermehrenden Leptombelegen in der inneren Rinde in den äusseren Theilen derselben relativ mächtige Stereïdengruppen vertheilt. Dieselben werden zwar später meist abgeworfen, dienen aber doch in den ersten Jahren sicher als biegungsfeste Unterstützung des Holzkörpers. Bei Glycine treffen wir neben den lokalmechanischen Zwecken dienenden isolirten Bastzellen und Bastzellgruppen am Leptom[3]), aussen einen festgefügten Ring aus Bastzellen mit tangentialen Bracheïdenverbänden. Allein beide Pflanzen besitzen gegenüber den eben angeführten eine relativ grosse Biegungsfestigkeit und bedürfen der Stütze relativ wenig.

Wennschon die Untersuchung der Kletterpflanzen und der Pflanzen mit hängenden Zweigen die Vermuthung bestätigte, dass ausser dem Holzcylinder die mechanischen Elemente der Rinde (in den jungen Zweigen wenigstens) sicher von Bedeutung für die Her-

1) Vergl. auch Möller, Baumrinden, p. 287, Fig. 104.

2) Inwiefern auch Aristolochia Sipho hierher zu rechnen ist, will ich noch nicht entscheiden. Die starken in longitudinaler Richtung zu Strängen verbundenen Sclereïden, die in der Rinde dieser Pflanze einen mächtigen, später freilich gespaltenen Ring bilden, sind nicht mit spitzen Enden in einander gefügt, sondern besitzen horizontale Wände.

3) Bezüglich der Terminologie schliesse ich mich Haberlandt an:

Mestom { Leptom = Siebröhren und Cambiform
Hadrom = Gefässe und Holzzellen.

stellung der Biegungsfestigkeit des Organs sind, so erschien eine genauere Untersuchung der Vertheilung der Stereïden und Bracheïden in den Rinden doch geboten.

Was zunächst die Stereïden betrifft, so ist bekannt, dass dieselben, sowohl einzeln als zu Gruppen vereinigt, die äussere Rinde[1]) durchziehen. Zwischen je zwei Gruppen verläuft alsdann meist ein Rindenstrahl radial nach aussen. Diese Stereïdengruppen laufen nur in sehr wenigen Fällen durch das ganze Organ parallel neben einander her, meist sind sie durch vielfache Anastomosen tangential mit einander verbunden. Dies gilt in fast noch ausgesprochenerer Weise von den isolirten Stereïden; dieselben anastomosiren durchweg mit den benachbarten Bastzellen und Bastzellgruppen und stellen so federnde Verbindungen von hohem mechanischen Werthe her, während sie isolirt verlaufend einen ungleich geringeren mechanischen Effekt erzielen würden.

Diese tangentialen Anastomosen werden dadurch gebildet, dass einzelne oder einige wenige Bastzellen in schräger Richtung von einer Bastzellgruppe zur anderen führen. Dadurch entstehen Constructionen, die, gegen tangentialen Druck und Zug elastisch federnd, in Bezug auf ihren Werth als biegungsfeste Constructionen nicht sehr dem continuirlichen Bastringe nachstehen, wennschon sie die Leistungsfähigkeit des „gemischten Ringes", den wir später kennen lernen werden, nicht erreichen.

Der tangentiale Verband, der Bastzellen unter einander wird in bei Weitem den meisten Fällen durch allseitiges Verwachsen der Zellen mit einander erzeugt. Bei Nerium Oleander[2]) jedoch sind die eigenthümlich bald bauchig aufgetriebenen, bald fadenartig verjüngten Bastzellen dadurch mit einander verbunden, dass die Auftreibungen und Verdünnungen in einander greifen[3]). Verwachsen sind diese Bastzellen nur an einzelnen Stellen. So entsteht, auch ohne continuirliche seitliche Verwachsung ein festgefügtes Gewebe.

Eine starke Vermehrung der Anzahl der Stereïden besonders

---

1) Die Leptombelege der inneren Rinde werde ich später gesondert betrachten.

2) und wohl auch bei anderen Apocyneen und Asclepiadeen (vergl. Schacht, Pflanzenzelle, Taf. VIII, Fig. 7).

3) Vergl. Fig. 29.

in den äusseren Theilen der Rinde scheint übrigens überall da einzutreten, wo das Hadrom eine auffallende Sprödigkeit besitzt, also der Biegungsfestigkeit nicht vollauf genügen kann, so bei Tilia[1]), Populus[2]), Magnolia tripetala. Ich erinnere nur an die enormen Bastmassen, die sich hier finden.

Andererseits tritt auch oft bei den Rinden der Fall ein, dass bei auffallend geringer Zahl von Stereïden in jüngeren Zweigen namentlich ein starkes Collenchym, selbst in den inneren Theilen der Rinde (Citrus) die mechanischen Funktionen übernimmt[3]). Dies tritt auch in den Fällen ein, wo der „gemischte Ring" sehr weit nach innen gerückt und schwach entwickelt ist (Juglans, Olea).

Der Umstand, dass in vielen Fällen nur in den jüngeren Zweigen grosse Stereïdengruppen anzutreffen sind, die späterhin abgeworfen werden und sobald der Holzkörper genügend erstarkt ist, um die mechanische Funktion selbst und allein zu übernehmen, nur noch schwache Lagen von Bastzellen als Leptombelege gebildet werden, zeigt uns, dass die Stereominseln in der äusseren Rinde in den ersten Lebensjahren allein, in diesen aber sehr wirkungsvoll, zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit beitragen. Allein offenbar sind die Stereïdengruppen in der äusseren Rinde nicht ausschliesslich als biegungsfeste Constructionen aufzufassen, sondern dieselben dienen auch lokalmechanischen Zwecken und sind daher in zweiter Linie als Leptombelege aufzufassen. Schon die halbmondartige Form[4]) vieler der grossen Stereominseln (Tamarix) deutet darauf. Sie sind meist nach der Epidermis zu glatt abgerundet, nach innen aber vielfach ausgebuchtet und zerlappt[5]) (Populus, Salix). So umfassen dieselben das zartwandige Leptom bogenförmig. Dazu kommt, dass die Stereïden selbst oft durch eigenthümliche Ausbuchtungen, Auszackungen und Verzweigungen

1) Kny, Wandtafeln.

2) Haastein, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde. Berlin 1853, Taf. II, Fig. 1. — Hartig, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin 1878, Taf. II, Fig. 1.

3) So z. B. bei Camellia, Prunus Padus, Liquidambar u. a.

4) Hartig a. a. O., Taf. II, Fig. 1.

5) Vergl. Fig. 25, 26.

(hier wie auch bei den inneren Leptombelegen) mit dem zartwandigen Gewebe fest verzahnt sind[1]). Solche Verzahnungen von Bastzellen mit zartwandigem Parenchym, offenbar auch mechanischen Zwecken dienend, kommen in ganz ausgesprochener Weise im Blatte der Olea europaea vor. (Fig. 22, 23, 24.)

Das Blatt dieser Pflanze ist überhaupt bezüglich seiner mechanischen Elemente sehr interessant. Unter der Epidermis liegen einige längsverlaufende Gruppen mechanischer Zellen, vielfach tangential unter einander und radial mit dem Gerüste des Blattinnern durch Stereïden verbunden. Dies Gerüste des Blattinnern besteht aus zahlreichen durcheinander gewirrten, selten zu mehreren vereinigten Bastzellen (Fig. 31), die vorwiegend der Blattfläche parallel gestreckt mit ihren Aesten und Verzahnungen, sowohl unter sich als mit den Blattmerenchymzellen fest verbunden sind und so das biegungsfeste Gerüste darstellen, welches dem Blatte die bekannte lederartige Steifheit verleiht.

Solche Verzahnungen von Bastzellen, Parenchym und Leptomelementen werden übrigens auch oft dadurch hervorgebracht, dass sich einzelne Bracheïden seitlich an die Bastzellen anlegen und so gewissermaassen die oben beschriebenen Ausbuchtungen der Bastzellen nachahmen[2]); die Stegmata des Mettenius[3]) sind wohl ähnlich zu verstehen. —

Vornehmlich und in erster Linie sind aber wohl die zahlreichen meist kleinen und armzelligen, nur selten (Carpinus) grössere Ausdehnung erlangenden, von den Rindenstrahlen radial durchzogenen, meist im Längsverlauf anastomosirenden[4]), zumeist einreihigen, aber oft schon frühzeitig zu sehr zahlreichen[5]) concen-

---

1) Vergl. Crataegus (Fig. 17), Prunus avium (Möller, p. 371, Fig. 139), Cydonia vulgar. (a. a. O. p. 360, Fig. 133), Eucalyptus (a. a. O. p. 348, Fig. 127), Ostrya (a. a. O. p. 56, Fig. 28), Mimusops (a. a. O. p. 197, Fig. 73), Aesculus Pavia (a. a. O. p. 278, Fig. 102), Bucida (a. a. O. p. 336, Fig. 123) und viele andere.

2) Citheroxylon (Möller, p. 176, Fig. 67), Bucida (a. a. O. p. 336, Fig. 123), Inga, Nauclea Cinchonae (Berg, Atlas, t. XXIX, No. 68), Quercus sessiliflor. (a. a. O. t. XXXVIII, No. 90).

3) de Bary, Anatomie p. 135.

4) Tamarix, Achras, Citrus, Mimosa, Eucalyptus, Melaleuca, Celtis u. a.

5) Eucalyptus, Tilia, Magnolia, Salix babylonica, Melaleuca.

trischen[1]) Schichten angeordneten Bastzellgruppen der inneren Rindenpartien sehr vieler Baumrinden[2]) als lokalmechanischen Zwecken angepasst aufzufassen. Dieselben, meist schon in wenigjährigen Rinden enthalten, entstehen selbst in vorgerückteren Stadien des Dickenwachsthums (wenn der Hadromcylinder schon das Vielfache des Durchmessers der Rinde ausmacht) alljährlich von Neuem und oft in grosser Zahl (Daphne), nachdem die mächtigen, primär entstandenen Stereombündel, die die Biegungsfestigkeit der jugendlichen Organe erhöhen, längst abgegeworfen oder in Folge des Dickenwachsthums vielfach zerklüftet sind. Bisweilen sind mehrere isolirte Leptombelege in radialer Richtung an den Rändern mit einander verbunden (Tilia).

Es ist nicht daran zu denken, dass diese wenigen ganz oder fast ganz isolirten Bastzellen oder Bastzellgruppen die Gesammtfestigkeit des Organs irgend wesentlich verstärken. Wenn dies schon für junge Zweige gilt, so ist bei älteren, wo der Holzkörper das Vielfache des Durchmessers der Rinde ausmacht, ganz und gar nicht daran zu denken, dass die wenigen Stereïden die Biegungsfestigkeit erhöhen sollten; und gerade hier sehen wir sie ganz besonders häufig auftreten und auch dann noch fortdauernd entstehen, wenn eine reichliche Bildung von Bracheïdennestern in der äusseren Rinde bereits begonnen hat. Es ist um so weniger auffallend, dass wir auch hier bei den Dikotylen lokalmechanische Einrichtungen antreffen, als dieselben bei den Monocotylen bekanntlich gar nicht selten sind. Denn wie Schwendener gezeigt hat[3]), müssen wir solche z. B. in allen den Fällen annehmen, wo Mestomstränge von centraler Lage nur mit schmalen und schwachen Bastbelegen versehen sind. In diesem Falle legen sich die Bastbelege gleichsam wie feste Schienen an die des Schutzes bedürftigen zarten Mestomstränge an.

---

1) Die Rinden erscheinen dadurch concentrisch gestreift.

2) Dieselben sind ausserordentlich verbreitet; sie finden sich (vergl. auch Möller, p. 429) bei den Coniferen, Cupuliferen, Ulmaceen, Proteaceen, Oleaceen, Vitis (Hanstein, Bau und Entwickelung der Baumrinde, Taf. VI, Fig. 31, VII, Fig. 32), Pomaceen, Rosaceen, Papilionaceen, Mimoseen, Tilia (Hanstein, Taf. I) und vielen anderen Pflanzen. Auch die Bastzellen der Cinchonenrinden gehören wohl hierher.

3) Mechanisches Princip und die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abhandlungen der Berliner Akademie 1882, p. 45.

Derartige lokalmechanischen Zwecken dienende Schienen haben wir nun auch hier vor uns. Allein so klar die Thatsache selbst sich aus der ganzen Sachlage ergiebt, so schwer ist es doch, ebenso hier wie bei den Schutzscheiden, die ja, wie Schwendener zeigte, gleichfalls solchen lokalmechanischen Funktionen dienen, über die Art der vorkommenden Spannungen und über das Maass der Beanspruchung eine bestimmte Vorstellung zu gewinnen.

Jedenfalls jedoch dreht es sich bei den Bastbelegen im Leptom der dikotylen Hölzer weniger um Einrichtungen gegen radial wirkende Druckkräfte als vielmehr um Constructionen, welche die zartwandigen Leptomelemente gegen die in Folge der Variabilität der Turgescenzverhältnisse entstehenden Gewebespannungen thunlichst schützen. Ob thatsächlich die Leptomelemente nicht im Stande sind, Dehnungen und Zerrungen von einigen Procenten zu ertragen, ist nicht bekannt, da bisher noch keine Untersuchungen in dieser Richtung angestellt worden sind; Thatsache ist nur, dass die Pflanze solchen durch Gewebespannungen nothwendig hervorgerufenen Zerrungen hier wie bei den Schutzscheiden dadurch vorgebeugt hat, dass sie die Leptombündel mit schienenartigen[1]) Belegen ausstattete, welche mit denselben fest verbunden sind.

Für gewöhnlich wird der tangentiale Verband der Leptomschienen durch schräg anastomosirende federnde Stereïdenverbände[2]) hergestellt, bisweilen jedoch wird derselbe durch tangential gestreckte, zwei oder mehrere Stereïdengruppen über den Rindenstrahl hin verbindende Sclereïden (Bracheïden) bewirkt. —

Sicher gleichfalls lokalmechanischen Zwecken dienen auch die Sclerenchymbelege der Harzkanäle vieler Coniferen.

Dass die grossen Stereïdengruppen nur in den jungen Zweigen für die Gesammtfestigkeit mechanisch werthvoll sind und dort gemeinsam mit dem Holzkörper zur Herstellung der Biegungsfestigkeit beitragen, geht schon daraus hervor, dass sie später sehr oft durch innere Peridermbildung abgeworfen werden, oder aber ihre tangentiale Verbindung gelöst wird und sie in einzelne isolirte Zellen oder

1) Den Ausdruck „Schiene" habe ich wegen der tangentialen Uebereinanderlagerung der concentrische Schichten bildenden Stereïden gewählt.

2) Vergl. oben p. 318.

Zellgruppen zersprengt werden. In der Rinde älterer Bäume finden sie sich nur spärlich. An ihrer Stelle treten daselbst Bracheïdengruppen von massiger Ausdehnung, deren mechanische Funktion, wie wir sehen werden, eine durchweg andere ist, als die der Stereïden.

Schon in der Rinde der jungen Zweige der meisten unserer Laubhölzer sehen wir derartige Brachysclereïden auftreten[1]). Am häufigsten entstehen dieselben auf folgende Art[2]). Durch das Dickenwachsthum wird der Bastzellring zersprengt, zwischen die Stereïdengruppen schieben sich Parenchymzellen ein, diese verdicken ihre Membran und werden zu Brachysclereïden[3]).

Durch diese eingeschobenen Bracheïdengruppen werden die zersprengten Stereïdeninseln in fester Weise tangential verbunden. Dass es der Pflanze hier thatsächlich um festen tangentialen Verband zu thun ist, zeigt die Form, die diese Zellen oftmals annehmen. Dieselben sind vielfach wulstig verbogen (Fig. 5, 6, 7) und umklammern mit ihren Ausbuchtungen, die zu langen Armen anwachsen können (Alnus glutinos., Cytisus, Ailanthus) sowohl die benachbarten Bracheïden als die Stereïdengruppen[4]) (Fig. 2, 4, 9, 13). Ihre vornehmlich tangentiale Streckung und Verwachsung zeigt gleichfalls, dass es hier auf Herstellung eines tangentialen Verbandes ankommt, der geeignet ist, die Biegungsfestigkeit der Construction zu erhöhen.

Ob und inwieweit diese Tangentialverbände gegen tangentialen Zug fest sind, habe ich nicht untersucht, es hängt dies wesentlich mit der Beschaffenheit der Mittellamelle und der Stärke der Verkittung der Zellen zusammen. Gegen tangentialen Zug scheinen sie jedoch nicht sehr fest zu sein, da der Ring beim Dickenwachsthum oftmals gesprengt wird.[5]) Auch die Form der Zellen und die Art, wie sie sich mit dem Stereom verankern, deutet darauf, dass der „gemischte Ring“ nicht sehr zugfest ist.

1) Hanstein, Bau und Entwickelung der Baumrinde.

2) Vergl. de Bary, p. 558.

3) de Bary (a. a. O. p. 555) nennt diesen Vorgang „nachträgliche Sclerose“.

4) Vergl. Fig. 6, 12, 19.

5) Die entstehenden Lücken schliessen sich übrigens immer wieder durch eingeschobene Parenchymzellen, welche zu Brachysclereïden werden.

Für die Biegungsfestigkeit des Organs jedoch sind die Tangentialverbände, wie schon die Vergleichung der Anatomie der Zweige von Fraxinus excelsior var. pendula mit denen des normalen Fraxinus excelsior zeigt, von grossem Werthe, sogar von grösserem als der tangentiale Verband der Stereïdengruppen durch schiefe Anastomose mittelst Bastzellen. Der Bastzellenring erlangt durch die Bracheïden-Tangentialverbände eine erhöhte mechanische Bedeutung, da selbst Gruppen von mechanischen Elementen, die nur aus wenigen Elementen bestehen, durch den festen tangentialen Verband mit Hilfe der Bracheïden mechanisch wirksam werden.

Dass dieser „gemischte Ring" thatsächlich eine wichtige mechanische Rolle spielt, zeigt auch seine peripherische Lage. In den Fällen nämlich, wo neben ihm noch einzelne Steinzellen oder Stereïdengruppen vorkommen, bildet er den äussersten Ring[1]), nur wenige Zellreihen — auch diese sind meist collenchymatisch verdickt — trennen ihn vom Kork. Dann und wann freilich liegen auch ausserhalb des gemischten Ringes noch Bracheïdengruppen (Ailanthus, einige Quercusarten), dieselben besitzen jedoch keine Bedeutung für die Biegungsfestigkeit des Organs.

Derartige Tangentialverbände von Brachysclereïden zwischen Stereïdengruppen sind sehr häufig. Ich fand sie bei den jungen, wenigjährigen Zweigen von Quercus[2]), Juglans, Alnus glutinosa[3]), Ailanthus glaudulosa, Rhododendron[4]), Platanus, Carpinus, Betula[5]), Castanea vesca, Robinia hispida, Fagus[6]), Cinnamomum[7]), Acacia, Mimosa dealbata, Celtis australis, Laurus canariensis[8]), Olea europaea, Syringa[9]), Hakea[10]), Fraxinus[11]), Glycine.

1) Bei Fraxinus soll (de Bary, l. c. p. 555) später noch ein zweiter, ebenso gebauter Ring im Innern des ersteren entstehen.

2) Berg, Atlas, t. XXXVIII, No. 90.

3) Vergl. auch Möller, a. a. O. p. 52, Fig. 25.

4) Fig. 4.

5) Der Ring ist hier wie anderwärts geschlossen. Fig. 9, 13.

6) Fig. 10.

7) Berg, Atlas, t. XXXVI, No. 86.

8) Fig. 2 u. 15.

9) Fig. 1 u. 12.

10) Fig. 18 u. 21.

11) Fig. 19.

Von mechanischer Bedeutung für die Biegungsfestigkeit des Organs ist dieser Ring jedoch nur, wenn die Zahl der Brachysclereïden — wie dies in älteren Rinden der Fall ist — die der Stereïden nicht allzusehr überwiegt.

Die Bracheïden sind in der oft sehr unregelmässig verdickten Membran (Fig. 4) sehr stark, viel stärker als die Stereïden verholzt. Man kann daher die Zusammensetzung des gemischten Ringes sehr schön zur Anschauung bringen, indem man Phloroglucinsalzsäure[1]) oder, da die meisten Laubhölzer Phloroglucin in der Rinde führen, nur Salzsäure hinzufügt.[2]) Die Tangentialverbände erscheinen alsbald tief dunkelroth[3]), während sich die Stereïdengruppen nur allmälig röthen.

Wesentlich erschien mir die Frage, ob der tangentiale Verband zwischen den Stereïden ein continuirlicher sei, oder an einzelnen Stellen durch Parenchym unterbrochen werde. Für die mechanische Bedeutung des Ringes ist es gleichgiltig, ob die Verbände aus einer Wand oder nur aus einzelnen Streben hergestellt werden; allein ernährungs-physiologisch lassen sich für die zweite Construction erhebliche Vortheile ableiten.

---

1) Die Phloroglucinreation auf Holz ist bekanntlich sehr scharf. Mit ihrer Hilfe lässt sich z. B. leicht nachweisen, dass die Verholzung der vom Cambium nach innen abgeschiedenen Hadromelemente sehr frühzeitig, fast unmittelbar nach Abscheidung der Zelle — wenigstens schon in einem Stadium, wo die Wandung der Hadromzelle noch ausserordentlich dünn ist — beginnt. (In einigen Fällen (Glycine) bleiben übrigens einige circumscripte Hadrominseln unverholzt.) Ferner kann man mit Hilfe dieser Reaction nachweisen, dass die Abscheidung in vielen Fällen eine sehr unregelmässige ist, so dass oftmals breite Bogen von Hadrom in das Leptom einspringen (Ailanthus, Glycine).

2) Ich fand die Rothfärbung der Bast- und Steinzellen durch zugesetzte Salzsäure (ohne Phloroglucinzusatz) nur bei Sambucus, Juglans und Colutea sehr schwach, sonst bei allen untersuchten Hölzern, wenigstens nach Verlauf von 24 Stunden deutlich. Der Umstand, dass die Rothfärbung an der cambialen Seite der Bastbündel beginnt, zeigt, dass das Phloroglucin hauptsächlich in dem Leptom seinen Sitz hat. Bei Elaeagnus beobachtete ich Blaufärbung von Hadrom- und Stereom-Elementen bei Salzsäurezusatz (Resorcin?). Die Salzsäure kann man übrigens auch durch conc. Schwefelsäure ersetzen, auch bei Anwendung dieser Säure färbten sich die verholzten Membranen der phloroglucinführenden Pflanzen kirschroth.

3) Bisweilen (z. B. bei Syringa) sah ich die Brachysclereïden durch Salzsäurezusatz blaugrün werden.

Die Art der Streckung der Markstrahlzellen, die Häufung der Tüpfel auf ihren Radialwänden deuten, ebenso wie die starke radiale Streckung der Zellen der Rindenstrahlen, darauf, dass beide — Mark- und Rindenstrahlen — vorwiegend in radialer Richtung leitende Zellreihen darstellen[1]). Dazu kommt, dass wir in ihnen oft dieselben Stoffe angehäuft finden, Stoffe, die dann meistens den benachbarten Zellen gänzlich fehlen. Dies gilt z. B. in hervorragender Weise von den Gerbstoffen. Bei mikrochemischer Prüfung von Eichenzweigquerschnitten können wir die Bahn, die die Gerbstoffe verfolgen, klar erkennen. Wir sehen, wie dieselben vom Mark aus nach der Rinde oder umgekehrt ihren Weg durch die Mark- und Rindenstrahlzellen nehmen. Wie ich schon oben erwähnte, trennt in den Rinden, die Tangentialverbände zwischen den äussersten Stereominseln nicht besitzen, der Rindenstrahl je zwei Bastzellgruppen. In den Rinden, wo Tangentialverbände (aus Bracheïden bestehend) die Stereïdengruppen verbinden, reicht der Rindenstrahl als solcher nur bis zu der Bracheïdengruppe. Dies tritt besonders schön bei Quercus pedunculata hervor. Betrachtet man einen Querschnitt durch einen zweijährigen Eichenzweig, der vorher in Eisenchloridlösung gelegen[2]), in Wasser, so sieht man eine continuirliche schwarze Linie vom Mark durch Mark- und Rindenstrahl, zwischen den inneren (lokalmechanischen Zwecken dienenden) Leptombelegen hindurch bis zu dem biegungsfesten gemischten Ringe der äusseren Rinde verlaufen. Ihr Ende liegt stets an einer Stelle, wo zwischen den Stereïdengruppen Bracheïdenverbände anzutreffen sind. Ist der Verlauf des Rindenstrahls ein solcher, dass er in weiterem Verlaufe nach aussen auf eine Stereïdengruppe treffen würde, so macht er wohl auch eine

---

1) Gleichfalls berechtigt ist wohl auch der Schluss, dass Stoffe, welche in diesen Zellen angetroffen werden, also noch wandern, nicht Auswurfstoffe des pflanzlichen Organismus sein können. Dies gilt z. B. vom Salicin, welches in den Rinden der Salix-Arten namentlich in den Rindenstrahlzellen vorkommt. Ich habe mich über das Vorkommen des Salicins durch Anwendung der conc. Schwefelsäure als mikrochemisches Reagenz (dieselbe färbt Salicin bekanntlich prächtig roth) orientirt. Die mit Salicinlösung erfüllten Zellen erscheinen lichtgelb und stark lichtbrechend.

2) Noch besser ist es, wenn man die Eisenlösung von dem ganzen Sprosse erst aufsaugen lässt und dann erst die Schnitte herstellt.

Biegung[1]), kurz bevor er den gemischten Ring erreicht oder aber verläuft blind. Niemals trifft ein Rindenstrahl auf eine (undurchlässige) Stereïdengruppe.[2])

Sind denn nun aber die Bracheïdenverbände durchlässig?

Selbst angenommen, sie bildeten continuirliche Wände, so wären sie doch, da die Zellwände der Bracheïden, vornehmlich an der inneren und äusseren Wand, mit grossen und zahlreichen Poren versehen sind und in gar nicht seltenen Fällen auf der Innen- und Aussenwand, besonders der letzteren stark verdünnte Membranen besitzen (Fig. 2, 4, 8), trotz der im Allgemeinen je sehr starken Membran relativ gute Leitungsorgane. Allein sie bilden, wie man sich durch Herstellung von tangentialen Längsschnitten leicht überzeugen kann, gar nicht continuirliche Wände zwischen den Stereominseln, sondern werden vielfach von dünnwandigem Parenchym unterbrochen (Fig. 12, 14, 15). Schon auf dünnen Querschnitten sieht man den gemischten Ring vielfach unterbrochen[3]) (Fig. 10). Es sind dies Stellen, an denen sich gerade Parenchymzellen dazwischen schoben. Wenn man alsdann einen solchen Schnitt (von Quercus) in Eisenchlorid legt, so kann man deutlich erkennen, wie die Gerbstoffreaktion in den den Ring durchbrechenden Zellen und den diesen zunächst in der äusseren Rinde benachbarten Zellen eintritt, um alsdann strahlenförmig nach aussen zu verlaufen. Es sind also diese parenchymatischen Unterbrechungen die Communicationswege der inneren und äusseren Rinde, die Wege, auf denen eine Stoffwanderung stattfindet.

Diese parenchymatischen Unterbrechungen umfassen bald nur eine Zelle, bald bestehen sie aus ganzen Zellzügen, niemals erstrecken sie sich im Längsverlauf auf lange Strecken, sondern werden immer von Zeit zu Zeit durch Bracheïden unterbrochen.[4])

1) Natürlich nur bildlich zu verstehen.

2) Das Gleiche gilt übrigens von den Rindenstrahlen der Hölzer, bei denen ein gemischter Ring nicht vorkommt. Dieselben durchziehen entweder die Bastzellgruppen der Breite nach oder endigen ein Stück, bevor sie die Gruppe erreichen, blind (Hartig, Anatomie und Physiol. der Holzpflanzen, Taf. I, Fig. 3).

3) So z. B. bei Platanus, Betula; jedoch, wie gesagt, nur an diesen Stellen, etwas tiefer oder höher ist die Verbindung durch Bracheïden hergestellt. (Fig. 3.)

4) Vergl. die Figuren 12, 14, 15.

Bisweilen ist der Tangentialverband in dem einen Zellenzuge des Querschnitts parenchymatisch unterbrochen, in dem nächsttieferen (inneren) vollständig verschlossen (Fig. 3). Daraus folgt, dass die Bahnen von innen nach aussen nicht immer gerade radial verlaufen, sondern bisweilen mannigfach gewunden sind.

Wennschon die Thatsache, dass das Ende der Rindenstrahlen stets an durchlässige Bracheïdengruppen stösst, in ausreichender Weise die Thatsache der radialen Strömung erkennen lässt, so erhält dieselbe noch einen weiteren Beleg durch den Umstand, dass von den Bracheïdenverbänden aus strahlenförmig nach aussen die Stoffe sich verbreiten resp. gegen die Bracheïdenverbände in convergirenden Bahnen nach innen strömen. Ich denke hier zunächst wieder an Quercus.

Während die Gerbstoffreaction vom Mark durch Mark- und Rindenstrahl bis zum gemischten Ringe in fast gerader, nur selten (im Leptom) etwas gekrümmter Linie verläuft, hört ausserhalb des gemischten Ringes die Reaction zwar nicht auf, die Zellen jedoch, in denen sie auftritt, liegen scheinbar regellos vertheilt. Bei genauerer Beobachtung erst tritt eine Häufung der Gerbstoff-führenden Zellen an den Bracheïdenverbänden klar und zweifellos hervor. Es unterliegt daher wohl keinem Zweifel, dass wir in den tangentialen Bracheïdenverbänden zwischen den, übrigens oftmals anastomosirenden, Stereïdengruppen des gemischten Ringes Einrichtungen vor uns haben, die dazu da sind, einen biegungsfesten Ring herzustellen, der die mechanische Leistungsfähigkeit des noch schwachen Holzcylinders jüngerer Zweige wirkungsvoll unterstützt, die aber dadurch, dass sie vielfach von dünnwandigem Parenchym durchbrochen sind, dem ernährungsphysiologischen Bedürfnisse der bequemen radialen Leitung der Stoffe nicht im Wege sind.

Jedenfalls erscheinen diese gemischten Ringe als vollkommenere Einrichtungen wie die federnden Verbände der isolirten Bastzellgruppen, bei denen eine radiale Leitung der Stoffe allerdings auch leicht möglich ist. —

Sicher nicht ganz ohne Bedeutung für die Herstellung eines tangentialen Verbandes sind auch die von mir früher beschriebenen wulstigen Steinzellen in der Athemhöhle von Kingia

australis[1]), wennschon ihre Funktion vornehmlich in dem Schutze gegen Verdunstung gesucht werden muss.

Im Anschluss an die Tangentialverbände in den Rinden unserer Laubhölzer möchte ich noch einer sehr eigenthümlichen Bildung gedenken, die ich bei mehreren Pflanzen mit sehr breiten vielzelligen Markstrahlen antraf.

Als Beispiel wähle ich Fagus silvatica.

Schon der einjährige Spross dieser Pflanze zeigt in der Rinde einen aus Stereïden und tangentialgestreckten Bracheïden gemischten Ring. An den Stellen, wo ein 4—5 Zellreihen breiter Markstrahl an das Leptom tritt, senkt sich der gemischte Ring wie ein Gewölbe etwas bogenförmig nach innen und besitzt schon in diesem Stadium radial gestreckte Brachysclereïden. Bei einem dreijährigen Zweige[2]) ist die Sclerose der Radialzellen des Rindenstrahls schon so weit vorgeschritten, dass ein förmlicher „Zapfen oder Pfropf" entstanden ist, der schon, über das Cambium hinaus, bis in den Markstrahl hineinreicht und an einer alten Rinde ist der Markstrahl bis tief ins Holz hinein sklerotisch geworden.

Diese Lamellen durchziehen natürlich, je weiter das Dickenwachsthum fortschreitet, eine um so grössere Strecke des Holzkörpers in radialer Richtung und sind mit den benachbarten Markstrahlzellen so wenig fest verbunden, dass sie sich beim Ablösen der Rinde aus den Markstrahlen herauslösen und als lamellöse Zapfen[3]) an der Innenseite der Rinde haften bleiben.

Diese Constructionen, zwar im Allgemeinen im Pflanzenreiche selten, schienen aber doch von vornherein gegen die oben vertheidigte Auffassung einer radialen Leitung von Stoffen im Stamme zu sprechen. Allein nur scheinbar. Denn diese „Pfröpfe", welche auf den ersten Blick die Markstrahlen nach aussen völlig zu verschliessen scheinen, erweisen sich als nur sehr unvollkommene Verschlüsse. Niemals nämlich geht die Sclerose so weit, dass alle Zellen des Mark- und Rindenstrahls sklerotisch würden. Auf beiden Seiten des Zapfen bleiben eine oder zwei Reihen parenchymatisch und ver-

1) Vergl. Tschirch, Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis.
2) Vergl. Fig. 16.
3) Kleine „Kämme" nennt sie de Bary, p. 555.

laufen diese Zellreihen, wie man deutlich verfolgen kann, vom Mark durch Holz und Rinde bis zu den Bracheïdenverbänden der gemischten Ringe. Das ist denn auch der Grund, warum sich die Zapfen so leicht aus dem Markstrahl herauslösen, wenn man die Rinde vom Holzkörper trennt.

Die starke radiale Streckung der die Zapfen bildenden Zellen wird durch die ursgrüngliche Form der parenchymatischen Elemente von Rinde und Markstrahl — aus denen die Bracheïden entstanden — zwar im Allgemeinen genügend erklärt, allein die eigenthümliche Anhäufung von so grossen Sclerenchymmassen an Stellen, wo sie tief ins Holz eindringen können und die Verbindung der Zapfen mit den Gewölbebogen des gemischten Ringes, deutet doch auf eine mechanische Funktion. Denn da die Zapfen mit dem gemischten Ringe durch schief tangentialgestreckte Brachysclereïden fest verbunden sind, so entsteht ein Gewölbebogen, der, auf die pfeilerartigen Zapfen gestützt, einen ganz erheblichen Druck auszuhalten im Stande sein wird. In der That deutet die prononcirte Radialstreckung der Brachysclereïden bei den Pfeilerzapfen auf eine Funktion derselben als Säulen und unwillkürlich fallen einem die Strebewände der Kingia ein, die auch äusserlich damit einige Aehnlichkeit haben — allein vergeblich sucht man hier nach einer festen Basis für die das Gewölbe tragenden Pfeiler. Dieselben sind nicht einmal durch starkwandige, beiderseits an das Hadrom ansetzende (wennschon, um die Durchlässigkeit herzustellen, durchbrochene) Streben mit dem Holzkörper verbunden. Zu beiden Seiten sowohl wie an der Basis der Pfeiler liegen relativ dünnwandige Markstrahlzellen (vergl. Fig. 16). Die an der Basis derselben liegenden Zellen zeigen jedoch eine eigenthümliche Biegung, so dass man den Eindruck empfängt, als sitze die Strebewand in einem elastischen Polster.

Ich bin geneigt, diese Gewölbe und Strebewände gleichfalls als Constructionen auf radialen Druck aufzufassen. Dass ein solcher Druck thatsächlich besteht, ist bekannt und wird zudem auch durch die merkwürdige Biegung der Zellwände der Markstrahlzellen an der Basis der Strebewand, die wie elastische Bänder die letztere zu tragen scheinen, bestätigt. — Schliesst man sich dieser Auffassung

an, so würden sich diese Construction an die schon weiter oben besprochenen Construction auf radialen Druck anreihen.

Die einreihigen Rindenstrahlen endigen übrigens auch hier wieder an Bracheïdenverbänden (Fig. 16) [1]).

Auch Hakea, die gleichfalls breite Markstrahlen besitzt, zeigt ähnliche „Pfröpfe", wennschon nicht tief ins Holz dringend, ja meist nur den Verdickungsring erreichend (Fig. 21, 28, 30). Dieselben, ursprünglich offenbar durch das Bedürfniss entstanden, die Lücken, die im gemischten Ringe an den Stellen, wo der breite Markstrahl ins Leptom tritt, entstehen, zu überbrücken, zeigen an tangentialen Längsschnitten prächtig ihre Durchlässigkeit (Fig. 18): sie werden vielfach von Parenchymzellen durchsetzt, doch stets so, dass der feste Verband nicht unterbrochen wird. (Fig. 21, 28, 29.)

Auch hier sind vorwiegend die Radialwände (innen und aussen) oftmals deutlich stark verdünnt (Fig. 21). Im Uebrigen ist die Wandverdickung der Bracheïden hier eine sehr unregelmässige.

Die Pfeiler selbst sind oft vielfach unterbrochen und überhaupt sehr leicht und luftig gebaut (Fig. 21); nichtsdestoweniger ist die ganze Construction durch die seitliche Verbindung derselben mit den Stereïden fest und widerstandsfähig gemacht.

Hakea suaveolens ist auch ein schönes Beispiel dafür, dass die mechanischen Elemente der Rinde, wenn der Holzring sehr fest gebaut ist — die Lumina der Zellen sind hier schon bei ganz jungen Zweigen fast ganz verschwunden — in erster Linie lokalmechanischen Zwecken dienen: sie legen sich hier dicht um das sichelförmige Leptom.

Eine nicht seltene Erscheinung, die sich insofern an die eben besprochenen Fälle anschliesst, als auch bei ihr es Rindenstrahlzellen sind, welche sclerotisiren, ist der durch Sclerose bewirkte scheinbare Verschluss der Rindenstrahlen bei einigen Pflanzen. Thatsächlich handelt es sich hier nämlich nur um

1) Ganz ähnliche Gewölbe-tragende Strebepfeiler, wenn auch nicht in so ausgesprochener Form wie bei Fagus finden wir bei Quercus Suber und Platanus — überhaupt scheinen dieselben bei Laubhölzern mit sehr breiten Markstrahlen öfter, wenn auch bisweilen nur andeutungsweise vorzukommen.

einen scheinbaren Verschluss. Wennschon Querschnittsbilder z. B. bei Coto[1]), Exostemma, Chrysophyllum[2]), Magnolia acuminata[3]), Pistacia lentiscus[4]), Terminalia[5]) keinen Zweifel darüber lassen, dass an gewissen Stellen der Rindenstrahl nach aussen thatsächlich durch eine Steinzelle verschlossen ist, so lassen doch tangentiale Längsschnitte erkennen, dass dieser Verschluss nur in einer bestimmten Höhe besteht, während tiefer oder höher parenchymatische Unterbrechung stattfindet[6]). Offenbar entsteht diese partielle Sclerose des Markstrahls zur Herstellung eines tangentialen Verbandes zwischen den dem Rindenstrahl benachbarten mechanischen Elementen, ist also mehr oder weniger als Analogon für die federnden Tangentialverbände der Stereïden und die Tangentialverbände durch Brachysclereïden (bei der Bildung des gemischten Ringes) anzusehen, die gleichfalls der radialen Stoffwanderung ein wesentliches Hinderniss nicht entgegenstellen.

Ungleich schwieriger als bei den mit Stereïden verbundenen Bracheiden liegt, wenn es auf eine befriedigende Deutung ankommt, die Sache bei den isolirten oder zu Gruppen vereinigten Bracheïden, die mit Stereïden nicht in Verbindung stehen.

An eine Bedeutung für die Biegungsfestigkeit ist hier gar nicht zu denken, da ihr Längsverlauf meist nur ein ganz kurzer ist und sie auch nur selten mit einander in Verbindung stehen.

Was zunächst die ganz vereinzelt in der Rinde vorkommenden, meist isodiametrischen oder von dieser Form doch nicht sehr abweichenden Brachysclereïden betrifft[7]), so stehe ich ihnen völlig rathlos gegenüber. Sie haben weder mit der Biegungsfestigkeit des Organes etwas zu thun, noch erhöhen sie die Druckfestigkeit. Man

---

1) Vergl. auch Möller, a. a. O. p. 113, Fig. 46.
2) Möller, p. 194, Fig. 71.
3) ibidem, p. 228, Fig. 85.
4) ibidem, p. 315, Fig. 115.
5) ibidem, p. 339, Fig. 125.
6) Vergl. auch z. B. Möller, a. a. O. p. 228, Fig. 85.
7) Sie finden sich sehr häufig, so bei Cytisus, Dammara, Diospyros (Möller, p. 201, Fig. 75), Acariba (M., p. 142, Fig. 57), Eucalypt. gigant. (M., p. 349, Fig. 128), Viburnum lantana (M., p. 146, Fig. 58), Amygdalus commun. (M., p. 373, Fig. 140) u. a. m.

kann, um sie zu erklären, überhaupt nur annehmen — vorausgesetzt, dass man sie nicht als (quasi) Excrete betrachtet — dass sie im Laufe der Zeit (d. h. phylogenetisch) ausser Connex mit den Stereïden, mit denen vereint sie mechanisch werthvolle Constructionen bilden, gekommen sind.

Anders in den Fällen, wo zahlreiche derartige Zellen oder, wie sehr oft in älteren Rinden, gar ganze Gruppen von Bracheïdennestern die Rinde erfüllen[1]).

Schon früher habe ich einmal die zerstreuten Bracheïden als Einrichtungen zur Erhöhung der Druckfestigkeit in Anspruch genommen[2]) und den Vergleich gebraucht, sie machten die Organe etwa in der Weise incompressibler, wie eingestreutes Glaspulver die Guttapercha. Zu dieser Auffassung werde ich jetzt bei Betrachtung von Querschnitten alter Rinden zurückgeführt. In diesen sind oftmals alle Elemente Stereïden, Parenchym, Leptom derartig in den Hintergrund gedrängt, dass, wenn man die Rinde trocken zerschneidet, man ein grobes Pulver erhält, welches vornehmlich von Bracheïdennestern gebildet wird.

In diesen Fällen ist es zweifellos, dass die Rinde durch die eingestreuten Bracheïdennester incompressibler gemacht wird. Dass wir Einrichtungen, um radialen Druck zu begegnen, gerade bei den Rinden finden, kann nicht überraschen, wird doch gerade die Rinde sehr stark infolge des Dickenwachsthums des Holzkörpers gedrückt und wird sie doch, da sie eine Schutzhülle um den cambialen Theil bilden soll, auch äusseren Einflüssen gegenüber widerstandsfähig sein müssen.

Besonders werthvoll werden diese Gruppen, Platten und Nester von Bracheïden dann sein, wenn sie mit einander anastomosirend, wie Gewölbe, das dazwischen liegende Gewebe schützen, ein Fall, der nicht selten ist.

---

1) So namentlich bei den Buchen, Birken, Eichen, Platanen sowie auch bei Coto (Möller, p. 113, Fig. 46), Exostemma (M., p. 136, Fig. 51), Ilex (M., p. 289, Fig. 105) und vielen anderen. Oft entstehen die Bracheïdennester erst in der älteren Rinde, während sie der jüngeren fehlen (de Bary, Anatomie p. 556).

2) Linnaea IX, 1881, p. 166.

Demnach hätten wir hier den interessanten Fall vor uns, dass die mechanischen Elemente der jungen Rinde der Biegungsfestigkeit dienen, die mechanischen Elemente der älteren aber, da jetzt der Holzkörper genügend erstarkt ist, so dass er die Herstellung der Biegungsfestigkeit allein übernehmen kann, rein gegen Druck wirksam sind, jedenfalls aber mit der Biegungsfestigkeit des Organs nichts zu thun haben.

Gleichfalls in diese Kategorie mögen die vielfach verzweigten und mit den Enden oft durcheinander gewirrten sog. Ophiurenzellen (meine Astrosclereïden) besitzen, die wir bei dem Blatte der Camellia[1]) und in den Rinden von Camellia, Magnolia, Abies pectinata[2]), Ostrya[3]) u. viel. and.[4]) beobachten. Dieselben verzahnen sich meist ganz fest mit den umgebenden Parenchymzellen und umklammern dieselben mit ihren Armen.

Der Umstand, dass sie in bei weiten den meisten Fällen in weitmaschigen Geweben vorkommen, die vielfach von Luftlücken durchzogen sind (äussere Rinde, Blattmerenchym der Unterseite), scheint darauf zu deuten, dass ihnen eine mechanische Funktion zur Festigung dieser zarten Gewebe zukommt.

Die vorstehende Arbeit war im April 1884 beendet, so dass es nicht möglich war, die später erschienenen Arbeiten, besonders Haberlandt's „Physiologische Pfanzenanatomie" zu berücksichtigen.

---

1) de Bary, Anatomie p. 137.

2) Möller, a. a. O. p. 28, Fig. 12. — Schacht, Pflanzenzelle, Taf. VIII, Fig. 18—19.

3) Möller, a. a. O. p. 56, Fig. 27.

4) So auch bei Hakea eucalyptoides, Grevillea Salignus (neben Strebezellen), Petrophila rigida in den Blättern. — Vergl. ferner: Dippel, Das Mikroskop II, p. 64 und p. 113; Jönsson a. a. O., Taf. II, Fig. 15, 16, 18.

Figuren-Erklärung

zu Tafel VIII, IX und X.

(Das parenchymatische Füllgewebe ist der Deutlichkeit halber meist fortgelassen worden.)

Fig. 1. Querschnitt durch einen Tangentialverband mittelst Bracheïden aus der Rinde von Syringa vulgaris (wenigjähriger Zweig).

Fig. 2. Das Gleiche bei Laurus canariensis.

Fig. 4. Das Gleiche bei Rhododendron.

Fig. 9. Das Gleiche bei Betula alba (junger Spross).

Fig. 10. Das Gleiche bei Fagus silvatica (einjähriger Zweig) Durchlassstellen.

Fig. 13. Das Gleiche bei Betula alba (älterer Spross).

Fig. 27. Das Gleiche bei Quercus pedunculata.

Fig. 3 u. 14. Tangentialer Längsschnitt durch eine Stelle des gemischten Ringes bei Quercus pedunculata.

Fig. 12. Das Gleiche bei Syringa vulgaris.

Fig. 15. Das Gleiche bei Laurus canariensis.

Fig. 5, 6, 7. Bracheïden aus der Rinde von Quercus pedunculata.

Fig. 8. Bracheïden aus der Rinde von Hakea suaveolens.

Fig. 11. Tangentialer Längsschnitt durch einen Bracheïdenkeil der Buchenrinde, an der Stelle, wo derselbe in den Markstrahl eindringt.

Fig. 16. Querschnitt durch die Rinde der Buche an der Stelle, wo ein Bracheïdenkeil in den Markstrahl eindringt. m Markstrahl.

Fig. 17. Stereïden aus der Rinde von Crataegus.

Fig. 18. Längsschnitt durch einen der Bracheïdenpfröpfe der Rinde von Hakea suaveolens.

Fig. 19. Querschnitt durch den gemischten Ring bei Fraxinus excelsior.

Fig. 20. Querschnitt durch die Stereïdengruppen bei Fraxinus excelsior var. pendula.

Fig. 21. Querschnitt durch einen Pfropf der Rinde von Hakea suaveolens. m Markstrahl.

Fig. 22, 23, 24. Stereïdenenden aus dem Blatte von Olea europaea.

Fig. 25, 26. Umrissformen der Stereïdengruppen bei Salix und Populus. i innen, a aussen.

Fig. 28, 30. Querschnitte durch die Bracheïdenpfröpfe bei Hakea suaveolens (Rinde).

Fig. 29. Querschnitt durch ein Bastzellbündel aus der Rinde von Nerium Oleander.

Fig. 31. Längsschnitt durch die Blattunterseite von Olea europaea.

Das leitende Gewebe einiger anomal gebauten Monocotylenwurzeln.[1])

Von

Dr. Max Otto Reinhardt.

Hierzu Tafel XI.

Durch die Untersuchung von Schulz[2]) ist es höchst wahrscheinlich geworden, dass die Leitung des Wassers und der in ihm gelösten Nährsalze in der Pflanze allein durch das Hadrom bewirkt wird. Für eine gleichmässige Leitung der Stoffe und des Wassers, für Ausgleichungen, falls an einzelnen Punkten mehr gebraucht wird, als an anderen; für den Fall, dass Theile der Leitung durch Verletzungen irgend welcher Art unfähig werden, ihre Funktion zu erfüllen, ist es nun wichtig, ja nothwendig, dass die einzelnen Stränge mit einander communiciren und auch einander ersetzen können. Die Stränge sollen nicht isolirten Kanälen vergleichbar sein, sondern ein zusammenhängendes Kanalnetz bilden. Im Holze der Dicotylen wies J. Troschel[3]) 1879 den Zusammenhang der einzelnen Holzparenchymzellen unter einander und mit den Markstrahlen nach, so

---

1) Ohne Figuren als „Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doctorwürde von der Philosophischen Facultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin“ gedruckt bei Driesner, Berlin 1884.

2) Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berlin 1882.

3) Untersuchungen über das Mestom im Holze der dicotylen Laubbäume. Berlin 1879.

dass hier das Amylom eine weit verzweigte zusammenhängende Leitung bildet, die wiederum mit dem Leptom in Verbindung steht. Diese Verbindung des Leptoms mit dem Amylom ist insofern wichtig, als die eiweisshaltigen Stoffe, welche das Leptom leitet, wahrscheinlich auch in den Zellen des Leptoms gebildet werden[1]). Da beim Wachsthum der Pflanze das Leptom eiweisshaltige Stoffe zur Neubildung der Zellen abgiebt, die aber wiederum ersetzt werden, so muss das Leptom mit den anderen leitenden Geweben in Verbindung stehen, um von diesen die zur Bildung von Eiweiss nöthigen Stoffe aufnehmen zu können. So können in den geschlossenen Bündeln der Monocotylen Leptom und Amylom direct in Verbindung treten; auch gestatten die Durchlassstellen in den mechanischen Belegen der Bündel[2]), dass das umgebende Parenchym zwischen den einzelnen Bündeln den Verkehr vermitteln kann.

Dass auch in den Leitbündeln der Gefässkryptogamen die einzelnen Amylomzellen unter einander und mit dem Leptom in Verbindung stehen, hat kürzlich Potonié[3]) nachgewiesen.

In den Wurzeln der Dicotylen ohne Dickenwachsthum und den diesen ähnlich gebauten Wurzeln der Monocotylen vermittelt einestheils das Pericambium den Verkehr der beiden leitenden Elemente; andererseits grenzen auch in oligarchen Wurzeln die Gefässplatten in der Mitte direct an einander oder an ein Grundparenchym, welches eine Verbindung der einzelnen Platten und somit wenigstens der Elemente des gesammten Hadroms herstellt.

Die Wurzeln vieler Pflanzen der Abtheilungen der Scitamineen und Spadicifloren weichen von diesem regelmässigen Bau insofern ab, als sie meistens hochgradig polyarch sind, und dass ausser den peripherischen Gefässplatten und Leptomgruppen im Innern der Wurzel noch Gefässe und meist auch Leptomgruppen zerstreut stehen. Vorliegende Untersuchungen haben den Zweck, festzustellen, ob und auf welche Weise nach dem anatomischen Befunde eine

1) Vergl. Sachs, Pflanzenphysiologie, 1882, p. 392 ff.

2) Vergl. Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen, 1874, p. 107.

3) Ueber die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen. Berlin 1883.

Verbindung der leitenden Elemente unter einander in diesen anomal gebauten Wurzeln besteht, d. h. zu untersuchen, ob die betreffenden Elemente so an einander grenzen, dass ein Austausch ihrer Inhalte möglich ist. Ob ein solcher Austausch thatsächlich erfolgt, wird das Experiment beweisen müssen.

Eine Beschreibung des Baues dieser Wurzeln und ihre Entwickelungsgeschichte findet sich bei Nägeli[1]); ferner bei van Tieghem[2]); hinsichtlich der Palmenwurzeln auch bei Hugo von Mohl[3]); ferner verweise ich auf de Bary: „Vergleichende Anatomie“ [4]).

Von den beiden leitenden Gewebearten, dem Leptom und dem Amylom, entspricht das erstere, welches die eiweisshaltigen Stoffe führt, völlig Mohl's „Bündeln eigener Gefässe (fascicula propriorum vasorum)“, dem „Cambiform“ Nägeli's, den „faisceaux (éléments) libériens resp. cribreux“ van Tieghem's und de Bary's „Siebgruppen“; letztere Bezeichnung ist auch in vorliegender Schrift neben der Haberlandt's „Leptom“ beibehalten. Als den anderen Theil des Gefässbündels betrachten obige Forscher den eigentlichen Gefässtheil, Vasalstrang, zu ihm auch die umgebenden Stereïden rechnend, ohne von letzteren die Holzparenchymzellen streng zu unterscheiden. Hugo von Mohl erwähnt des Holzparenchyms, indem er bei der Beschreibung der Wurzel von Iriartea sagt[5]): „Die Gefässe sind von 1—2 Reihen von Parenchymzellen umgeben.“ Da wir die Funktion der Stereiden für eine rein mechanische halten, so kommen für uns als Gefässtheil nur die Gefässe und die Holzparenchymzellen in Betracht, das Hadrom Haberlandt's. Die Anordnung des Hadroms ist in den einzelnen Wurzeln eine verschiedene und ist in jedem besonderen Falle unten näher zu beschreiben. Für alle untersuchten Wurzeln lässt sich jedoch die Thatsache feststellen, dass die Gefässe immer von Holzparenchym begleitet sind: meist

---

1) Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, p. 28 ff.

2) Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires; Annales dės sciences nat. Bot., V. série t. XIII, und Recherches sur la structure des Aroidées. A. d. sc. n. Bot. V. série t. VI.

3) Vermischte Schriften: Ueber den Bau des Palmenstammes.

4) Vergl. An. p. 376 ff.

5) l. c. p. 159.

sind sie von einem, eine Zellschicht starken Mantel von Holzparenchymzellen völlig umgeben. Seltener finden sich zwei Holzparenchymzellen, hinsichtlich des Gefässes radial neben einander liegend.

Zugleich lässt sich aber auch nachweisen, dass Holzparenchym immer nur direct den Gefässen anliegend vorkommt. Zwischen den mechanischen Zellen zerstreute Holzparenchymzellen haben sich in keiner Wurzel gefunden.

Auf Querschnitten unterscheiden sich die Holzparenchymzellen wenig von den sie umgebenden Stereïden, da ihre Wände ebenfalls verholzen; doch lassen sie sich in älteren Wurzeln immer an der geringeren Wandstärke erkennen. Ein Unterschied beider Zellarten tritt ebenfalls sofort bei Anwendung von Quellungsmitteln auf; auch lösen sich die Holzparenchymzellen leichter in concentrirter Schwefelsäure, als die Stereïden. Auf Längsschnitten, tangential zum Gefässe, sind sie leicht zu erkennen an den vielen grossen Poren in den zum Schnitte senkrechten Wänden, mit denen sie an einander grenzen, an ihrer geringen Länge und an den wenig geneigten Querwänden. Ein deutliches Bild dieser Zellen auf hinsichtlich des Gefässes radial geführten Schnitten zu erlangen ist mir nicht gelungen; denn die Holzparenchymzellen sind sehr flach. Sie sind meist 3 bis 4 mal so breit, als hoch und liegen mit den breiten Seiten dem Gefässe an, während sie mit den schmalen Seiten an einander grenzen. Ihre Länge beträgt etwa das 6—8 fache der Breite. Während die Holzparenchymzellen desselben Gefässes immer in directer Verbindung mit einander stehen, können die Holzparenchymzellen zweier getrennten Gefässe nur dann mit einander in Verbindung treten, wenn letztere sich mindestens so weit einander nähern, dass ihre sie umgebenden Holzparenchymhüllen sich berühren; denn, wie schon oben erwähnt, haben sich im Stereom nirgends Holzparenchymzellen nachweisen lassen, welche zwischen den getrennten Amylomen zweier Gefässe eine Verbindung herstellen könnten. Um eine Communication zweier Hadromstränge nachzuweisen, ist es also nur nöthig, den Verlauf der grossen Gefässe zu verfolgen, da mit der Lage der Gefässe auch immer zugleich die des Holzparenchyms gegeben ist.

Die Formen der mechanischen Zellen sind sehr verschieden und

finden sich öfter in derselben Wurzel alle Abstufungen von der typisch langgestreckten, an den Enden allmälig spitz verlaufenden bis zu solchen mit horizontalen Querwänden und von so geringer Länge, dass sie etwa nur 6—8 mal so lang als breit sind; alle jedoch sind kenntlich an den kleinen, schräg-linksläufigen Poren.

Bei der Beschreibung der Wurzeln sind nur die für die vorliegende Arbeit wichtigen anatomischen Verhältnisse erwähnt, welche sich meist auf die Anordnung der Gewebe des Axencylinders beschränken.

Eine Eintheilung der Wurzeln in mehrere Typen, wie sie Nägeli [1]) giebt, scheint nicht durchführbar, da sich zwischen den von Nägeli aufgestellten Formen alle Uebergänge finden. Ja, einige Wurzeln würden im oberen, dem Stamme nahen Theile einem andern Typus angehören als im unteren.

Obgleich die Wurzeln einiger Pflanzen verschiedener Familien gleichgebaut sind und daher neben einander hätten gestellt und betrachtet werden müssen, ist dennoch die Eintheilung nach Familien beibehalten, da die Uebersicht dadurch in keiner Weise beeinträchtigt wird. Wir beginnen mit den am einfachsten gebauten Wurzeln, welche der ersten Form Nägeli's entsprechen, und zwar mit der der Abtheilung der

Scitamineen

angehörigen Familie

Musaceae [2]).

Untersucht sind die Wurzeln von Musa rosacea, M. Ensete, M. Dacca und Strelitzia Nicolai. Der Bau der Wurzeln der Musa-Arten ist im wesentlichen derselbe; kleine Verschiedenheiten werden nur durch die Dicke der betreffenden Wurzeln bedingt und finden sich auch bei verschiedenen Wurzeln derselben Pflanze in demselben Grade. Strelitzia ist ähnlich gebaut und weicht nur in wenigen Punkten von Musa ab.

---

1) l. c. p. 28—30.

2) Als diese Arbeit schon vollendet war, veröffentlichte H. Ross eine Beschreibung der Wurzeln der Musaceen. „Beiträge zur Anatomie abnormer Monocotylenwurzeln". Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1883, Heft 7.

Die Wurzeln sind polyarch und nimmt die Anzahl der peripherischen Gefässbündel mit der Dicke der Wurzeln zu. Während eine 2 mm starke Wurzel von M. rosacea nur 18 peripherische Gefässplatten hatte, fanden sich bei einer 10 mm starken Wurzel von M. Ensete deren 40. In den peripherischen Platten liegen die Gefässe entweder streng radial hinter einander, nach dem Innern zu allmälig grösser werdend, oder sie convergiren je zwei V-artig gegen ein grosses Gefäss. Letzteres fand sich meist bei den starken Wurzeln von M. Ensete und M. Dacca, während die allerdings dünneren Wurzeln von M. rosacea vorwiegend einfache radiale Gefässplatten hatten. In den Wurzeln von Strelitzia Nicolai herrschen die radial gestellten Platten ebenfalls vor, nur wenige convergiren V-artig. Die Anzahl der Gefässe in jeder Platte ist verschieden; 2—4 finden sich am häufigsten, doch auch bis 6. In den einzelnen Platten grenzen die Gefässe dicht an einander oder sind durch 1—2 Schichten Holzparenchymzellen von einander getrennt oder besser gesagt mit einander verbunden. Mit den Gefässplatten wechseln eben so viele Leptombündel ab; es sind im Querschnitt meist kleine runde Gruppen, oft aber auch langgestreckte, radial zwischen den Platten sich hinziehende, so namentlich die zwischen je zwei V liegenden.

Die äussersten Gefässe und die äussersten Zellen der Leptombündel grenzen direct an das Pericambium, welches aus dünnwandigen Zellen besteht und bei Musa einschichtig, bei Strelitzia 1—3 schichtig ist. Zwischen den äussersten Theilen der Gefässplatten einerseits und denen des Leptoms andererseits liegen dünnwandige Zellen, etwa 4—6 mal so lang als dick; dieselben entsprechen offenbar den Holzparenchymzellen, die sich erst beim zweiten oder dritten Gefässe jeder Platte als solche ausgebildet zeigen. Die äussersten mechanischen Zellen treten bei Musa in gleicher Entfernung von der Peripherie auf. wie die ersten ausgebildeten Holzparenchymzellen und trennen letztere von dem Leptom. Bei Strelitzia setzen sich jedoch die 1—2 Zellschichten starken mechanischen Platten bis ans Pericambium fort.

Den inneren Cylinder erfüllt mechanisches Gewebe, in welchem grosse Gefässe und Leptombündel isolirt liegen. Die Anordnung dieser Elemente ist bei den einzelnen Wurzeln verschieden. So lässt sich ausser dem peripherischen Ring, von Gefässplatten und

Siebgruppen gebildet, nach innen zu manchmal noch ein zweiter und dritter Ring unterscheiden, in denen grosse Gefässe und Siebgruppen, wie im peripherischen mit einander abwechselnd, im Kreise angeordnet liegen. Die Anzahl der einzelnen Elemente wird nach innen zu geringer. In manchen Wurzeln vertritt ein einzelnes Gefäss den dritten Ring, während 20 Gefässplatten an der Peripherie und 7 grosse Gefässe im zweiten Ring liegen. Die Ringbildung ist nie streng durchgeführt; bei den meisten Wurzeln fehlt sie ganz; bei einigen schliessen sich vielmehr die inneren grossen Gefässe mehr oder weniger streng radial den äusseren Gefässplatten an, während bei vielen die Gefässe ganz unregelmässig im Innern zerstreut stehen. Nach der Anordnung der Gefässe regelt sich auch die der Siebgruppen oder umgekehrt; beide Gewebearten sind ziemlich gleichmässig im Innern vertheilt. Sind die Gefässe verhältnissmässig gross und bestehen die Leptomgruppen aus vielen Zellen, so nehmen beide Gewebearten den Hapttheil der Wurzel ein, und die mechanischen Zellen bilden zwischen ihnen nur dünne 1—3 Zellschichten starke Platten. Der Querschnitt der Wurzel macht dann den Eindruck eines Netzes, dessen Maschen abwechselnd Gefässe und Siebgruppen bilden, während die dünnen mechanischen Platten die Fäden des Netzes vorstellen. Die Wurzeln von M. Ensete und M. Dacca und die dickeren Wurzeln von M. rosacea zeigten dies Verhalten. In dünneren Wurzeln von M. rosacea füllten den Haupttheil des Innern mechanische Zellen aus, zwischen denen nur wenige grosse Gefässe und einige kleine Siebgruppen eingebettet lagen; beiderlei Elemente waren der Peripherie genähert, so dass den innersten Theil ein massiver Cylinder mechanischer Zellen bildete. Bei einer dünnen Wurzel derselben Pflanze durchzog die Mitte dieses mechanischen Cylinders ein kleines Siebbündel.

Abgesehen von dem mehrschichtigen Pericambium und dem Vordringen der mechanischen Platten nach aussen bis an dasselbe, gleicht der Bau der Wurzeln von St. Nicolai dem der starken Wurzeln von Musa sowohl hinsichtlich der Anzahl, als auch der Lage der Gefässe und Siebgruppen. So zählte ich bei gleich grossen Wurzeln von M. Ensete und St. Nicolai je 20—30 innere Gefässe. Die Grösse der Gefässe ist jedoch eine geringere; durchschnittlich ist der Querschnitt derselben etwa $^1/_4$ so gross, als in Musa-Wurzeln.

Auch die Siebröhren sind im Allgemeinen etwas kleiner, und ist die Anzahl derselben in den einzelnen Bündeln eine bedeutend geringere. Meist finden sich nur 1 oder 2 Siebröhren und etwa 2 bis 5 Cambiformzellen in einer Gruppe, während man bei Musa nicht selten 10 Siebröhren und die gleiche bis doppelte Anzahl Cambiformzellen zählt. Da die Anzahl der inneren Gefässe und Siebgruppen, wie erwähnt, die gleiche ist wie in gleich starken Musa-Wurzeln, so müssen die mechanischen Platten um so stärker sein. Das Bild eines Netzes verschwindet; die mechanischen Zellen nehmen die Hauptmasse des Innern ein, und in ihnen liegen Gefässe und Siebgruppen eingebettet.

Gefässe und Leptombündel verlaufen in allen Wurzeln, die sich nach der Spitze nur wenig verjüngen, fast parallel neben einander. Anastomosen der inneren Gefässe unter einander haben sich nicht constatiren lassen. Auch Vereinigungen innerer Gefässe mit den radial von ihnen nach aussen liegenden peripherischen Gefässplatten sind selten. Verschmelzungen zweier Leptombündel zu einem kommen vor, doch selten; eine förmliche Anastomosenbildung fehlt ebenfalls.

Anders verhalten sich Hadrom und Leptom zu einander. Wurzeln, in denen die trennenden mechanischen Platten nur wenige Zellschichten stark sind, zeigen auf fast allen Querschnitten eine Zelle, an der eine oder mehrere Zellen eines Leptombündels direct dem Holzparenchym eines Gefässes angrenzen. Auf successiven Querschnitten lässt sich verfolgen, wie die trennende mechanische Platte an der betreffenden Stelle allmälig dünner wird. Von drei und mehr Schichten mechanischer Zellen schwindet im Verlaufe der Wurzel eine Schicht nach der anderen; zuletzt entsteht eine Lücke von 1—2 mechanischer Zellen Breite, durch welche nun die leitenden Gewebearten in Verbindung treten können (vergl. Fig. 4, x). Seitlich wird die Lücke von den keilförmigen mechanischen Platten begrenzt. Ihre Breite beträgt, wie erwähnt, 1—2 Zellen, die Länge ist sehr verschieden. Oft zeigen schon die nächsten dünnen Querschnitte wieder die geschlossene mechanische Platte; manchmal lässt sich die Lücke fast einen Centimeter lang verfolgen. Irgend eine Regelmässigkeit liess sich in diesem Entfernen und Nähern beider Elemente bis zur Berührung nicht constatiren. Während die

eine Leptomgruppe zweimal mit einem Nachbargefässe communicirte, hatten andere nur einmal, noch andere, unter gleich günstigen Verhältnissen liegende, keinmal Anschluss an Holzparenchym gefunden. Es lassen sich in Wurzeln mit starken mechanischen Platten leicht Gefässe und Leptomgruppen verfolgen, die durch die ganze Wurzel bis zur Vegetationsspitze vollständig isolirt verlaufen.

Noch einmal hebe ich hervor, dass in dem in den Wurzeln von Musa typisch ausgebildeten mechanischen Gewebe sich nie Holzparenchymzellen, ausser den, den Gefässen anliegenden, haben nachweisen lassen.

Spadicifloren.

Cyclanthaceae.

Zur Verfügung standen mir die Wurzeln von Carludovica Hookeri, C. Martziana und Cyclanthus spec. Die Cyclanthaceen sind den Musaceen ähnlich gebaut; auch bei ihnen füllt mechanisches Gewebe, in dem die leitenden Elemente zerstreut stehen, den ganzen Axencylinder. Doch tritt am oberen, dem Stamme nahen Theile der Wurzel ein, je nach der Dicke der Wurzel kürzerer oder längerer Kegel parenchymatischen Grundgewebes auf und nimmt die Mitte der Wurzel ein. Sein Durchmesssr beträgt etwa $^1/_5$—$^1/_6$ der Dicke des Axencylinders; seine Länge nur wenige Centimeter. Die Wurzeln von Carludovica Hookeri und C. Martziana haben denselben Bau. Verhältnissmässig grosse Leptombündel stehen zerstreut im ganzen inneren Cylinder. Die einzelnen Siebröhren sind allerdings klein, meist nur halb so gross als die in Musa-Wurzeln; jedoch finden sich an Siebröhren und Cambiformzellen bis 100 und darüber in je einem Bündel. Auch die Gefässe sind kleiner als bei Musa; die inneren liegen nicht streng isolirt, sondern meistens sind mehrere zu Gefässplatten vereinigt. Die Stellung dieser Platten ist nicht radial; dieselben bilden vielmehr unregelmässige krumme Platten; häufig im Bogen die Leptombündel umgebend, oder schlangenförmig sich zwischen ihnen hinwindend (Fig. 9). Das Bild, welches diese Platten auf den Querschnitten gewähren, wechselt sehr, da die einzelnen Gefässe sich von der einen Platte trennen und einer anderen

sich anschliessen, auch wohl eine Strecke isolirt verlaufen. Auch ganze Platten vereinigen sich mit einander, und ebenso häufig finden Trennungen unter ihnen statt. So wird dem Amylom reichlich Gelegenheit geboten, dass seine Zellen unter einander in Verbindung treten können. Das Gleiche gilt von dem Amylom der Wurzeln von Cyclanthus. Hier liegen die Gefässe ziemlich regelmässig in Radialreihen angeordnet, sich direct den peripherischen Gefässplatten anschliessend und nach innen zu einfach V-artig oder wiederholt $^{VV}_{V}$-artig convergirend. In den einzelnen Reihen liegen so 5—6 grosse Gefässe hinter einander, entweder direct an einander grenzend oder nur durch das begleitende Holzparenchym getrennt. Die innersten Gefässe sind auch streckenweise durch 1—3 Schichten mechanischer Zellen von ihren Platten getrennt. Die Leptomgruppen sind abweichend von Carludovica nur klein und wenig zahlreich. Die peripherischen wechseln regelmässig mit den Gefässplatten ab; die innerhalb des Winkels eines V liegenden bilden runde Gruppen, die zwischen je zwei V liegenden öfter langgestreckte Complexe. Die Anordnung der Gefässe gemäss liegen die inneren Leptombündel ebenfalls radial, schmale Gruppen bildend. Zwischen je zwei Radial- resp. V-Platten liegt meist nur eine innere Leptomgruppe, selten deren zwei. Zwischen den innersten Gefässen liegen gar keine Leptomgruppen, so dass nach Verschwinden des Grundgewebekegels, schon bei geringer Entfernung vom Stamme, ein dünner, mechanischer Cylinder das Innere der Wurzel durchzieht, an welchen, zum Theil in mechanisches Gewebe eingebettet, die innersten grossen Gefässe sich anschliessen, einen geschlossenen Ring bildend. Erst zwischen den weiter nach aussen folgenden Gefässen liegen einige Siebgruppen; ihre Anzahl wird nach aussen immer zahlreicher, bis schliesslich an der Peripherie, wie erwähnt, die primordialen Gefässgruppen mit ebensovielen Leptomgruppen abwechseln.

Entgegengesetzt den Musaceen finden sich, trotz des sonst so ähnlichen Baues, bei den Cyclanthaceen völlig isolirte Gefässe nicht. Durch Anastomosen der Gefässe und ihre Vereinigung zu Platten ist das Amylom zu einem einheitlichen Leitungsgewebe verbunden. Anastomosen und Verschmelzungen der Leptomstränge finden sich bei Carludovica häufiger, während sie bei Cyclanthus sich darauf

beschränken, dass einige der äussersten inneren Leptomstränge mit den radial von ihnen liegenden peripherischen verschmelzen.

Der Verkehr zwischen Amylom und Leptom geschieht auf dieselbe Weise wie bei den Musaceen durch Lücken in den trennenden mechanischen Platten.

Araceae.

Von den untersuchten Araceen zeigten Scindapsus pinnatifidus, Rhaphidophora Peepla und Monstera Lennea (Philodendron pertusum) einen dem oben beschriebenen ähnlichen Bau; alle untersuchten Anthurium waren dagegen einfacher gebaut.

Der Bau der Wurzeln der drei erstgenannten Araceen stimmt darin überein, dass den Axencylinder ein zartwandiges 1—2schichtiges Pericambium umgiebt, und dass sie ausser der Schutzscheide, welche aus zartwandigen Zellen mit gewellten Radialwänden besteht, noch einen 1—3 Zellschichten starken Hornparenchymcylinder besitzen (Fig. 2, h). Am oberen dem Stamme nahen Theile findet sich ebenfalls bei ihnen wie bei den Cyclanthaceen ein kurzer Grundparenchymkegel. Sonst füllt mechanisches Gewebe, in dem Gefässe und Leptomstränge zerstreut liegen, das ganze Innere der Wurzel aus.

Am nächsten schliesst sich im Bau Scindapsus an Cyclanthus an. Die Gefässe, verhältnissmässig gross, liegen ebenfalls in Radialreihen oder convergiren einfach — oder wiederholt — V-artig. Die Leptombündel in dem Winkel eines V erscheinen auf dem Querschnitt als runde Gruppen, während sie zwischen je zwei V langgestreckte Complexe bilden. Auch liegen öfter mehrere, 2—3 kleinere radial hinter einander, zwischen ihnen sind Anastomosen nicht selten. Bis an den mechanischen Cylinder, der schon in kurzer Entfernung vom Stamme das Innerste des Axencylinders erfüllt, reicht keine Leptomgruppe. Die innersten grossen Gefässe liegen hier nahe an einander; einige sind durch dünne mechanische Platten getrennt; die Amylome anderer grenzen direct an einander.

Die Gefässe und Leptomgruppen in Wurzeln von Raphidophora Peepla sind kleiner aber zahlreicher. Während ich bei einer 8 mm dicken Wurzel von Scindapsus, deren Axencylinder einen Durchmesser

von 2,7 mm hatte, nur 26 peripherische Gefässplatten zählte, hatte eine gleich grosse Wurzel von Raphidophora mit einem gleichen Axencylindar deren 49. Die peripherischen Platten bestehen aus 3—6 Primordialgefässen, an welche sich radial noch ein oder zwei grössere Gefässe anschliessen. Selten convergiren zwei Platten V-artig nach einem grossen Gefässe. Zwischen den Gefässplatten liegen die kleinen runden Leptomgruppen. Im Innern liegen bis auf einen dünnen mechanischen Cylinder, der frei von Hadrom und Leptom ist, viele grosse Gefässe zerstreut und etwa die doppelte Anzahl kleiner Leptomgruppen. Umgekehrt wie bei Scindapsus und Cyclanthus gehen hier die Leptomgruppen am weitesten in das Innere hinein. Einige grenzen im oberen Theile dem kurzen Grundparenchymkegel direct an.

Monstera Lennea ist ähnlich gebaut. Das Grundparenchym in dem oberen dem Stamme nahen Theile bildet jedoch nicht einen massiven Kegel mit kreisförmigem Querschnitt, sondern es hat derselbe ein sternartiges Ansehen, indem Gefässbündel, welche aus grossen Gefässen, Leptombündeln und mechanischen Zellen bestehen und zum Theil im mechanischen Ringe liegen, mit ihren inneren Theilen halbinselartig in das Grundparenchym hineinragen.

Als mechanischen Ring bezeichne ich, was aus dem Cambiumring Nägeli's hervorgeht, einen zwischen Pericambium und Grundparenchym liegenden Hohlcylinder, dessen Wand aus mechanischen Zellen besteht, in welche Gefässe und Leptombündel eingebettet sind. Dieser mechanische Ring findet sich, entsprechend dem Auftreten des Grundparenchyms, wie erwähnt, am oberen Theil der Wurzeln der Cyclanthaceen und Araceen; er geht allmälig durch Verschwinden des Grundparenchyms in einen an Gefässen und Leptomgruppen reichen massiven Cylinder über.

In dem sternartig gezackten Grundparenchym von Monstera liegen einzelne isolirte Gefässbündel, welche aus je einem grossen, central liegenden Gefässe nebst dessen Amylom und mehreren Leptombündeln bestehen, meist sind es deren vier; mehrere Schichten mechanischer Zellen trennen Amylom und Leptom sowohl von einander, als auch vom umgebenden Grundparenchym. Diese isolirten Gefässbündel haben ovalen oder kreisrunden Querschnitt; sie nähern sich mehr und mehr, die äussersten zuerst, dem mechanischen Ringe

und verschmelzen mit diesem, indem die Wurzel sich am Stammende rasch verjüngt. Schon 5 cm vom Stamme entfernt war das letzte Grundparenchym verschwunden in einer 10 mm dicken Wurzel, mit einem Axencylinder von 4 mm Durchmesser, der sich bis auf 2,5 mm bei oben angegebener Entfernung vom Stamme verjüngt hatte. Dadurch, dass die Gefässbündel allmälig und nach einander in dem mechanischen Ring aufgehen, wird dem Grundparenchym die sternartige Gestalt bis zuletzt bewahrt. Ein gefässfreier mechanischer Centralcylinder fehlt, denn die am oberen, dem Stamme nahen Theile der Wurzel in der Mitte des Grundparenchyms liegenden Gefässe behalten diese centrale Lage auch im weiteren Verlaufe der Wurzel bei.

Verschmelzungen zweier Leptomgruppen zu einer sind häufig am oberen Theile der Wurzel, so lange sich selbige stark verjüngt. Auch nähern sich viele isolirte Gefässe auf dieser Strecke den peripherischen Platten, legen sich an dieselben an und vereinigen sich meist mit dem innersten Gefässe derselben, so dass die Platten im allgemeinen nicht grösser werden, da die Anzahl der Gefässe abnimmt. Dies alles gilt nur für den oberen, dem Stamme nahen, kurzen, konischen Theil der Wurzel, der soweit reicht, wie im Innern sich Grundparenchym befindet. Der übrige Theil der Wurzel, oft einige Meter lang, hat fast rein cylindrische Gestalt; hier finden Anastomosen und Verschmelzungen von Gefässen unter einander und auch von Leptomgruppen sehr selten statt. In diesem Theile gleicht der Bau des inneren Theiles des Axencylinders von Monstera und Rhaphidophora dem der Musaceen. Nur sind auch bei Monstera, wie von Rhaphidophora schon erwähnt, die Leptomgruppen zahlreicher als die Gefässe. Die trennenden mechanischen Platten sind von bedeutender Dicke, meist 5—6 Zellschichten stark. Ein directes Angrenzen des Leptoms an das Amylom in Lücken der mechanischen Platten hat nur für wenige Gefässe und Leptomgruppen constatirt werden können. Ob einige Gefässe und Leptomgruppen vollständig isolirt durch die ganze Wurzel bis zur Vegetationsspitze verlaufen, liess sich bei der Länge der Wurzel nicht nachweisen. Jedenfalls ist eine Verbindung zwischen den inneren Leptom- und Amylomsträngen eine sehr beschränkte.

Anthurium. Die Wurzeln der untersuchten Arten, A. digitatum,

A. Augustianum, A. longifolium zeigten denselben Bau. Der Axencylinder aller Wurzeln war sehr dünn im Verhältniss zur ganzen Wurzel. Es hatte derselbe bei der stärksten, etwa 8 mm dicken Wurzel von A. Augustianum, nur einen Durchmesser von 1 mm. Der Bau ist einfacher als der der oben beschriebenen Araceen. Es fehlt der Grundparenchymkegel, und die Gefässbildung beschränkt sich auf die peripherischen Platten, in denen die Gefässe zu durchschnittlich je 6 meist streng radial hinter einander liegen. Die innersten Gefässe der Platten sind nur wenig grösser als die äussersten. Mit den Gefässplatten wechseln ebenso viele kleine Leptombündel ab. Das ganze Innere nimmt ein massiver Cylinder von mechanischen Zellen gebildet ein. Isolirte Gefässe und Leptomgruppen fehlen vollständig. Die Anzahl der Platten und Leptombündel schwankt zwischen je 10 und 15, je nach der Dicke der Wurzel.

Ueber eine Verbindung der von mechanischen Zellen völlig eingeschlossenen peripherischen Leptomgruppen mit dem Amylom findet sich das Nähere unten bei Beschreibung des Pericambium angegeben.

Palmae.

Untersucht habe ich die Wurzeln folgender Palmen: Areca rubra, Chamaerops humilis, Ch. Biroo, Caryota furfurascens, Thrinax aculeata, Ceroxylon Klopstockia, Phoenix dactylifera, Cocos reflexa, C. flexuosa, Chamaedorea concolor, Ch. elatior, Ch. elegans, Ch. Wendlandi, Ch. Arembergiana. Charakteristisch für alle Palmenwurzeln ist die Ausbildung des mechanischen Ringes um ein centrales Grundparenchym, welches die ganze Wurzel durchzieht. Nur bei Caryota furfurascens und Chamaerops humilis wird das Grundparenchym im unteren Theile der Wurzel durch mechanisches Gewebe ersetzt. Im äusseren Theile dieses mechanischen Ringes, der sich direct ans Pericambium anlehnt, liegen die peripherischen Gefässplatten und Leptomgruppen mit einander abwechselnd; dann folgen meist noch isolirte grosse Gefässe, selten auch Leptomgruppen; die letzten trennenden mechanischen Platten schliessen sich nach innen zu einem inneren soliden Theil zusammen, der nur aus mechanischen Zellen besteht und den peripherischen Gefässtheil völlig vom Grundparenchym trennt. Der ganze mechanische Ring ein-

schliesslich des äusseren, Gefässe enthaltenden Theiles nimmt etwa die Hälfte bis $^3/_4$ des Axencylinders ein, indem im letzteren Falle seine Wandstärke etwa gleich dem Radius des Grundparenchymcylinders ist.

Die Anzahl der peripherischen Gefässplatten und Leptomstränge ist eine verhältnissmässig grosse, oft über hundert. Die Leptombildung beschränkt sich bei den meisten Palmen auf diese peripherischen Gruppen; eine Ausnahme machen Cocos und Chamaedorea. Hinsichtlich der Anordnung der Gefässe finden sich grössere Verschiedenheiten. Die peripherischen Gefässplatten sind meist klein; wenige nach innen grösser werdende Gefässe liegen mehr oder weniger radial hinter einander oder es convergiren je zwei Platten V-artig. Auf diesen peripherischen Gefässring beschränkt sich die Ausbildung der Gefässe bei Areca rubra und Chamaerops humilis; doch erstrecken sich die Gefässplatten von Chamaerops humilis fast bis in die Mitte der Wurzel, während sie bei Areca nur aus wenigen kleinen Gefässen und einem grossen inneren bestehen und nur den äussersten Theil des mechanischen Ringes abwechselnd mit den Leptombündeln einnehmen. Bei Caryota furfurascens finden sich ausserdem im mechanischen Ringe noch isolirte grosse Gefässe, ebenso auch bei den übrigen Palmen; ausserdem treten aber bei letzteren noch isolirte Gefässbündel im Grundparenchym auf. Diese meist cylindrischen Gefässbündel — selten haben sie einen mehr oder weniger unregelmässig ovalen Querschnitt — bestehen aus einem grossen central liegenden Gefässe mit seinem Amylom und mehreren Schichten mechanischer Zellen, welche es von allen Seiten gleichmässig umgeben. Bei Thrinax aculeata und Ceroxylon Klopstockia nähern sich diese isolirten Bündel im weiteren Verlaufe der Wurzel nach unten sehr bald dem mechanischen Ringe und verschmelzen mit diesem. Dasselbe geschieht mit den meisten am weitesten nach aussen liegenden isolirten Gefässbündeln der übrigen Palmen: Phönix dactylifera, Chamaerops Biroo, Cocos flexuosa und C. reflexa und der Chamaedorea-Arten, während die inneren dieser Bündel die ganze Wurzel hindurch im Grundparenchym isolirt verlaufen.

Isolirte Leptomstränge finden sich nur bei Cocos und Chamaedorea. Bei Cocos reflexa und C. flexuosa beschränkt sich das Vor-

kommen derselben auf einige Stränge, die isolirt im mechanischen Ringe radial hinter einigen peripherischen Leptomgruppen liegen (Fig. 1, l'). Die Chamaedorea-Wurzeln sind reich an isolirten Leptombündeln, und ist die Anordnung derselben eine mannigfaltigere. In dem mechanischen Ringe von nur geringer Ausdehnung liegen neben den isolirten Hadromsträngen isolirte Leptomgruppen unregelmässig zerstreut; in einigen Wurzeln sind dieselben an Zahl den peripherischen gleich. Ausserdem findet sich Leptom in einzelnen der im Grundparenchym isolirten Gefässbündel, deren sich 3 Arten unterscheiden lassen. Gleich denen der übrigen Palmen enthalten die einen Bündel neben den mechanischen Zellen nur ein grosses, central liegendes Gefäss nebst seinem Amylom. Daneben hat Chamaedora aber noch andere Bündel mit nur einer im mechanischen Gewebe central liegenden Leptomgruppe und drittens noch solche mit beiden leitenden Gewebearten. In Wurzeln von Ch. Wendlandi fehlen innere Gefässbündel, die nur Leptom enthalten, gänzlich; in den meisten findet sich ein centraler Hadromstrang, bei wenigen neben diesem eine Leptomgruppe. Bei Ch. elatior, Ch. concolor und Ch. Arembergiana enthalten die meisten Gefässbündel ebenfalls nur je einen centralen Hadromstrang, einige nur je eine centrale Leptomgruppe, in wenigen findet sich beides. Dagegen enthalten fast alle Bündel von Ch. elegans sowohl je einen Hadromstrang, als auch einen diesem parallel laufenden Leptomstrang. In einzelnen der isolirten Gefässbündel finden sich zwei isolirte Hadromstränge. Während die nur Leptom führenden Bündel dieses nur streng central als einzelnen Strang enthalten, finden sich unter den Bündeln mit Hadrom und Leptom häufig solche, in denen das Leptom in zwei Strängen zu beiden Seiten des Hadroms verläuft. Ein Gefässbündel einer Wurzel von Ch. Arembergiana enthielt sogar 4 Leptomgruppen, die ziemlich regelmässig um den centralen Hadromstrang vertheilt waren, so dass sie in den abgestumpften Ecken des unregelmässig vierseitigen Bündels lagen.

Was nun den Verkehr der leitenden Gewebearten in den Palmenwurzeln anlangt, so legen die isolirten Hadromstränge des mechanischen Ringes sich meistens an die peripherischen Platten an, die einen früher, die anderen später, je nachdem sie am oberen dem Stamme nahen Theile der Wurzel weniger weit oder weiter im

Innern des Ringes liegen. Einige dieser Hadromstränge verlaufen jedoch durch die ganze Wurzel isolirt. Anastomosen derselben unter einander habe ich nicht bemerkt. Die im Grundgewebe liegenden Hadromstränge sind allseitig vom mechanischen Gewebe umgeben; wie schon erwähnt, vereinigen sich die äussersten mit dem mechanischen Ringe; der Hadromstrang verläuft dann entweder isolirt im mechanischen Ringe oder er vereinigt sich mit einer peripherischen Gefässplatte. Vereinigungen zweier innerer Gefässbündel haben sich ebenfalls nicht constatiren lassen. Jedoch vereinigten sich zwei Hadromstränge zu einem in einigen Bündeln von Chamaedorea und Cocos, die je zwei grosse Gefässe enthielten, welche am oberen dem Stamme nahen Ende der Wurzel durch mechanische Zellen von einander getrennt waren.

Die isolirten Leptomstränge von Cocos vereinigen sich im weiteren Verlaufe der Wurzel mit den radial von ihnen liegenden peripherischen Leptomsträngen. In den Wurzeln von Chamaedorea verschmelzen die isolirten zahlreichen Leptomstränge des mechanischen Ringes zum Theil mit den peripherischen, zum Theil auch je zwei isolirte unter einander zu einem; doch bleibt der grössere Theil derselben durch die ganze Wurzel hindurch isolirt. Die im Grundparenchym isolirten schliessen sich alle sehr bald dem mechanischen Ringe an und verhalten sich wie die eben beschriebenen. Einige Leptomstränge endigen auch blind im mechanischen Gewebe. Die Anzahl der einzelnen Zellen auf einander folgenden Querschnitten nimmt allmälig ab, his auch schliesslich die letzte durch eine mechanische Zelle ersetzt wird. Als Leitungen können diese Leptomstränge nur so lange functioniren, als das umgebende Gewebe noch in Ausbildung begriffen ist.

Eine Communication der im mechanischen Ringe isolirten Leptomstränge mit dem Amylom in Lücken des mechanischen Gewebes habe ich nirgends beobachtet. In jenen im Grundparenchym isolirten Bündeln, die neben dem Hadrom noch Leptom führen, verlaufen beide Elemente parallel neben einander her.

Auch der kurze innere centrale Parenchymkegel, der sich im oberen dem Stamme nahen Theile der Wurzeln von Chamaerops humilis, Caryota furfurascens und der Cyclanthaceen und Araceen findet, und der Parenchymcylinder, der die Wurzeln der übrigen

Palmen durchzieht, ist völlig von mechanischen Zellen, oft zehn Schichten stark, umgeben und daher von den leitenden Elementen isolirt. Trotzdem findet sich im Grundparenchym des Axencylinders Stärke bei den Cyclanthaceen und den Palmen Chamaerops humilis, Thrinax, Ceroxylon und Chamaedorea. Da sich bei den anderen Wurzeln auch in der Rinde keine Stärke fand, so hatten diese augenscheinlich zur Zeit der Untersuchung keine Stärke aufgespeichert; oder die betreffenden Pflanzen bilden überhaupt keine Stärke, sondern statt derselben ein Oel oder Harz, wie es z. B. nach dem braunen Inhalte der betreffenden Zellen bei Caryota furfurascens der Fall zu sein scheint.

Die Wanderung der Reservestoffe in diesem isolirten Grundparenchym kann dann allerdings nur eine langsame sein.

Als Beispiel lasse ich noch einige Verhältnisse einer Wurzel von Chamaedorea Arembergiana folgen. Ihr gehörte das oben erwähnte im Grundparenchym isolirte Gefässbündel an mit 4 Leptomgruppen, die so um den centralen Hadromstrang vertheilt waren, dass eine radial nach aussen, eine zweite nach innen und die beiden anderen zu beiden Seiten des grossen Gefässes lagen. Bei 15 mm Entfernung vom Stamme grenzte das Bündel dem mechanischen Ringe an, in ihn allmälig übergehend, so dass sich bei 30 mm Entfernung vom Stamme der äusserste Leptomstrang mit einem radial nach aussen zu ihm liegenden des Ringes vereinigte, während der innere sehr dünn geworden war und bald darauf weiter unten blind endigte. Die beiden seitlichen verliefen isolirt im mechanischen Ringe durch die ganze Wurzel; isolirt verlief auch der Hadromstrang. Die ganze Wurzel hatte eine Länge von 152 mm bei einem Durchmesser von 9 mm und einem solchen des Axencylinders von 4 mm. Sie verjüngte sich allmälig, so dass sie an der Stelle des Auftretens der ersten Gefässe, in geringer Entfernung von der Haube, noch 6 mm beziehentlich 2,5 mm Durchmesser besass. Von den 97 peripherischen Gefässplatten waren noch 82 am unteren Ende vorhanden. Die Anzahl der im mechanischen Ringe isolirten Gefässe und Leptombündel betrug etwa je 50, welche noch um einige vermehrt wurden durch das Uebergehen einiger im Grundparenchym isolirten Gefässbündel in den mechanischen Ring. Ihre Anzahl wurde trotzdem geringer, da mehrere Gefässe sich den peripherischen

Platten anschlossen und mehrere Leptombündel je zwei zu einem sich vereinigten. Es blieben isolirt etwa 30 Gefässe und 40 Leptombündel. Im Grundparenchym lagen am oberen dem Stamme nahen Ende 17 isolirte Gefässbündel; von diesen waren bei 15 mm Entfernung vom Stamme schon 4 mit dem Ringe verschmolzen und nahe der Vegetationsspitze waren nur noch 9 isolirt.

Pandanaceae.

Hinsichtlich des Baues und der Entwickelungsgeschichte von Pandanus verweise ich noch einmal auf die Untersuchungen von Nägeli[1]). Das dort von P. odoratissimus Gesagte fand sich auch für P. utilis, P. Veitchi und einem P. spec. des hiesigen botanischen Gartens bestätigt.

Freycinetia nitida scheint nach einer kurzen Notiz bei de Bary[2]) ähnlich gebaut zu sein, wie die hier beschriebene F. insignis; ebenso auch F. Banksii[3]).

Ein mechanischer Ring, der Grundparenchym vom peripherischen Gefässtheile trennt, bildet sich bei Pandanus nicht aus; vielmehr zerfällt das ganze Innere in Grundparenchym und Gefässbündel. Auch schon die peripherischen Gefässbündel sind von einander durch Parenchymwände getrennt, welche an das Pericambium angrenzen, meist nur eine Zellschicht stark zwischen je einer peripherischen Gefässplatte und einem Leptomstrange sich in das Innere fortsetzen und ebenfalls als dünne Platten die äussersten kleinen isolirten Gefässbündel umgeben. Indem nach innen zu die Gefässbündel grösser werden, entfernen sie sich zugleich weiter von einander, so dass auch die Grundparenchymplatten nach innen zu stärker werden und schliesslich die Hauptmasse des innersten Theiles der Wurzel bilden.

Die peripherischen Gefässbündel enthalten wiederum abwechselnd die einen Hadrom, die anderen Leptom. In starken Wurzeln finden sich bis 200 peripherische Stränge jeder Art. Die einzelnen

---

1) l. c. p. 80.
2) l. c. p. 376.
3) Vergl. van Tieghem, An. d. sc. nat. V. série, t. XIII p. 158.

Stränge bilden auf dem Querschnitt schmale, radial gestellte, langgestreckte Gruppen. Zwischen je 2 Strängen zieht sich, wie schon erwähnt, eine Platte von Grundparenchym hin. Ausserdem sind die Leptomgruppen in mechanisches Gewebe eingebettet. Während die äussersten Theile des Hadroms direct dem Grundparenchym angrenzen, treten zwischen den inneren Theilen der Hadromplatten und dem Grundparenchym ebenfalls trennende mechanische Zellen auf. Oft trennen auch in einzelnen Gefässplatten mechanische Zellen die innersten Hadromstränge von den äusseren. In den Leptom führenden peripherischen Strängen liegen meist 2—3 kleine Leptomstränge radial hinter einander; es giebt auch Bündel, die nur einen Leptomstrang enthalten, wie solche mit 4 und 5 vorkommen. Auch findet sich öfter eine Leptomgruppe am inneren Ende einer Gefässplatte, wie andererseits wiederum manchmal ein Hadromstrang nach innen zu ein Leptom führendes Bündel abschliesst. In beiden Fällen sind beide leitenden Gewebearten durch mechanische Zellen getrennt.

Die sich den peripherischen zunächst anschliessenden inneren isolirten Gefässbündel enthalten meist nur einen Hadromstrang und einen von diesem durch mechanische Zellen getrennten Leptomstrang. Doch finden sich auch kleine Bündel, von denen die einen nur je einen Hadromstrang, die anderen nur je einen Leptomstrang enthalten; beiderlei Stränge liegen in letzterem Falle central und sind von mechanischen Zellen rings umgeben. Weiter nach innen zu wird die Zusammensetzung der Gefässbündel eine reichere, so dass die grössten bis 10 Hadromstränge enthalten und ebensoviele Leptomgruppen. Immer aber finden sich beide leitende Gewebearten in demselben Bündel. Die Anordnung in den einzelnen Bündeln bietet keine Regelmässigkeit, doch liegt im Allgemeinen das Hadrom mehr nach innen und das Leptom mehr nach aussen, letzteres meist nur durch 1—3 Schichten mechanischer Zellen vom Grundparenchym getrennt. In einzelnen Bündeln ist die Anzahl der Hadromstränge und der Leptomstränge eine gleiche (vergl. Fig. 5); auch entspricht öfter der Lage nach je einem Hadromstrang ein Leptomstrang; in vielen Bündeln ist die Anzahl der Leptomstränge eine grössere und ihre Vertheilung an der Peripherie des Bündels eine unregelmässige, die mit der Lage der Hadromstränge in keinen Zusammenhang zu

bringen ist. Die Form vieler grossen Bündel zeigt, dass sie sich aus mehreren kleineren zusammengesetzt haben oder im Begriff sind in solche zu zerfallen; wie denn Trennungen und Vereinigungen der Bündel sehr häufig sind, so dass auf sich folgenden Querschnitten das von den Bündeln dargebotene Bild schnell wechselt.

Neben den leitende Elemente enthaltenden grossen Gefässbündeln sind bei Pandanus noch die kleinen Bündel (Fig. 5, m) zu erwähnen, die nur aus mechanischen Zellen bestehen, welche also nicht zum Zwecke lokalen Schutzes vorhanden sind, sondern die Festigkeit der Wurzel im Allgemeinen erhöhen sollen. Diese Bündel, deren Umriss im Querschnitt dem der anliegenden, meist ziemlich grossen Parenchymzellen ähnlich ist, bestehen gewöhnlich aus 10—40 Zellen im Querschnitt, es finden sich auch solche mit über 80 Zellen und wiederum andere mit weniger als 10 Zellen, ja mit nur 2. Einzeln liegende Stereïden habe ich jedoch nicht bemerkt. Aehnliche rein mechanische Bündel kommen in der Rinde der Wurzeln von Phoenix dactylifera und Caryota furfurascens vor. Bei Pandanus liegen sie nicht nur in der Rinde, sondern auch im Grundparenchym des Axencylinders; hier fehlen sie nur in dem streng peripherischen Theile, wo das Grundgewebe nur 1—2schichtig ist.

Freycinetia insignis ist Pandanus insofern ähnlich gebaut, als das Grundparenchym sich ebenfalls zwischen den einzelnen Gefässbündeln bis ans Pericambium fortsetzt. Das Parenchym besteht jedoch nur aus dünnen Platten, im peripherischen Theile meist nur eine und im Innern nur 1—3 Zellschichten stark, so dass die Gefässbündel den grössten Theil des Axencylinders erfüllen (vergl. Fig. 3).

Die peripherischen Gefässplatten sind nur klein und bestehen aus wenigen kleinen Primordialgefässen, die nicht mit dem nächsten grösseren inneren Gefässe, wie bei Pandanus, zusammenhangen, sondern von ihm durch mechanische Zellen und Grundparenchym getrennt sind. Eine Schicht mechanischer Zellen umgiebt rechts und links sowohl, wie auch nach innen zu diese peripherischen Gefässplatten. Mit ihnen abwechselnd liegen die Leptom führenden Gefässbündel, in welchen das Leptom den kleinsten Raum einnimmt. da die ersteres umgebenden mechanischen Zellen sehr zahlreich sind.

Eine kleine Leptomgruppe liegt aussen im mechanischen Gewebe dem Pericambium an, nach innen zu stehen noch mehrere unregelmässig zerstreut. Die peripherischen Leptom führenden Bündel sind die grössten Gefässbündel der Wurzel; sie reichen meist doppelt so weit in das Innere hinein wie die Gefässplatten; ihre Gestalt ist unregelmässig, auch liegen sie nicht immer streng radial. Häufig vereinigen sich zwei benachbarte mit ihren inneren Theilen und umschliessen halbmondförmig den nach aussen zwischen ihnen liegenden Hadromstrang. In den grössten dieser peripherischen Bündel finden sich bis 10 einzelne Leptomgruppen.

Die inneren Bündel unterscheiden sich von denen in Pandanus durch ihren einfacheren Bau und hauptsächlich dadurch, dass die einen nur Leptom, die anderen nur Hadrom enthalten (Fig. 3). Die Hadrom führenden Bündel haben runde oder ovale Form im Querschnitt und bestehen aus einem central liegenden Gefässe, von Amylom umgeben, welches 2—3 Schichten mechanischer Zellen allseitig umschliessen. Die Leptom führenden Stränge sind von etwa gleicher Grösse wie die ersteren, ihrer Form nach aber mehr oder weniger regelmässig vierseitig; sie bestehen aus mechanischen Zellen, in denen meist 3—4 kleine Leptomgruppen eingebettet liegen; doch finden sich auch Bündel mit 2 und andere mit mehr, bis 6 Leptomgruppen. Immer liegt das Leptom an der Peripherie des Bündels. Beide Arten der Gefässbündel wechseln ziemlich regelmässig mit einander ab; bilden gewissermaassen abwechselnd die Maschen eines Netzes, dessen Fäden das Grundparenchym darstellt.

Anastomosen der gleichartigen Bündel unter einander sowohl als auch Leptom führender mit Hadrom enthaltenden kommen vor, doch selten. Daher finden sich auf einigen Querschnitten Bündel, die beides enthalten; dass aber solche Bündel aus der Vereinigung zweier ursprünglich getrennter hervorgegangen sind, lässt sich schon daraus schliessen, dass die Leptomgruppen immer nur auf einer Seite vom Gefässe liegen (Fig. 3). Auf successiven Querschnitten lässt sich die allmälig eintretende Trennung und Entfernung beider Bündel von einander verfolgen.

Die kleinen rein mechanischen Bündel fehlen Freycinetia gänzlich, auch in der Rinde.

Hinsichtlich der Communication der leitenden Gewebearten ver-

halten sich Pandanus und Freycinetia gleich. Während bei Pandanus Anastomosen der einzelnen Gefässbündel nicht selten sind, so verlaufen doch die Gefässe getrennt von einander, und findet eine Vereinigung zweier Gefässe zu einem sehr selten statt, sowohl in den inneren Bündeln, als auch in den der Peripherie nahen, welche letztere doch bei den oben betrachteten Palmen sich fast immer den peripherischen Platten anschlossen. Das Gleiche gilt von den Leptomsträngen. Es kommt dies wohl daher, dass die Wurzeln von Pandanus fast eine cylindrische Form haben; die nur unbedeutende Verjüngung wird fast allein durch Abnahme der Rinde bewirkt.

Aehnlich ist das Verhalten bei Freycinetia. Da die Hadrombündel nur je ein Gefäss enthalten, so müssen sich jedesmal vorher 2 Bündel mit einander vereinigen, ehe die Gefässe selbst sich vereinigen können. Ebenso selten sind Verschmelzungen der Leptomstränge unter einander, obgleich diese in grösserer Anzahl vorhanden sind und immer mehrere in einem Bündel liegen.

Ein directes Angrenzen des Leptoms an das Hadrom habe ich weder bei Pandanus noch bei Freycinetia beobachtet, obgleich bei Pandanus beide leitenden Gewebearten in demselben Bündel neben einander hinlaufen und auch bei Freycinetia, wie oben erwähnt, Vereinigungen von Leptom enthaltenden und Hadrom führenden Bündeln vorkommen. — Dennoch kann bei Pandanus und bei Freycinetia leicht ein Austausch der Inhalte der leitenden Elemente erfolgen durch Vermittelung des Grundparenchyms. Auf die peripherische Lage des Leptoms in den einzelnen Bündeln habe ich schon oben hingewiesen. Bei Pandanus ist das Leptom nur durch 1 bis 3 Schichten mechanischer Zellen vom Grundparenchym getrennt, bei Freycinetia meist nur durch eine Schicht. Es finden sich in Pandanus in einzelnen grossen Bündeln innere Leptomstränge, doch lässt sich in geringerer Entfernung immer eine Theilung des Bündels nachweisen, und zwar verläuft die neue trennende Parenchymplatte dann in nächster Nähe der betreffenden Leptomgruppe, so dass diese im getrennten Bündel wiederum peripherisch liegt. Auf jedem Querschnitt finden sich Fälle, in denen das Leptom direct dem Grundparenchym angrenzt (Fig. 3 x). Auf successiven Schnitten lässt sich leicht verfolgen, wie die trennenden mechanischen Schichten allmälig an Stärke abnehmen, bis an einer Stelle eine trennende

mechanische Zelle völlig verschwindet, so dass hier das Leptom direct dem Grundparenchym angrenzt. Oft hat die Lücke die Breite von 2—3 mechanischen Zellen. Diese Art der Communication ist gleich der zwischen Leptom und Hadrom bei den Musaceen.

In ähnlicher Weise, jedoch seltener, communicirt das Hadrom mit dem Grundparenchym. Die Gefässe rücken in den Bündeln mehr und mehr nach aussen, bis schliesslich ihr Amylom und das Grundparenchym sich berühren. Bei Freycinetia findet man daher in einigen Bündeln Gefässe, die nicht streng central liegen, sondern auf einer Seite von einer dünnen mechanischen Platte begrenzt werden. In diesen dünneren mechanischen Platten tritt dann die Communicationslücke auf. Bei Pandanus bilden sich öfter, sobald eine Communication eintreten soll, neben dem grossen Gefässe noch 2 oder 3 kleinere, welche so hinter einander liegen, dass ihre Querdurchmesser eine gerade Linie bilden, die senkrecht auf der Grenze des mechanischen und parenchymatischen Gewebes steht. Während das innerste grosse Gefäss seine Lage wenig geändert hat, kann das Amylom des äussersten mit dem Grundparenchym in Verbindung treten. Diese Nebengefässe haben nur geringe Längenausdehnung; in kurzer Entfernung von der Communicationslücke findet sich wiederum nur ein grosses Gefäss mit seinem Amylom, allseits umgeben von mechanischen Zellen.

Dies Angrenzen der leitenden Gewebe in den Communicationslücken des Stereoms an das Grundparenchym könnte ein zufälliges sein, doch scheint mir die Häufigkeit des Vorkommens namentlich hinsichtlich des Leptoms gegen die Annahme zu sprechen. Verfolgt man den Verlauf der Leptombündel auf vielen dünnen successiven Querschnitten, so findet man, dass schliesslich alle Leptomgruppen einmal auf eine kürzere oder längere Strecke mit dem Grundparenchym in Verbindung treten; einige allerdings häufiger wie andere, wenigstens für die untersuchte Strecke. An anderen Stellen treten vielleicht die in der untersuchten Strecke wenig mit dem Grundparenchym communicirenden Stränge desto häufiger mit demselben in Verbindung. Irgend eine Regelmässigkeit hat sich nicht constatiren lassen. Keine Leptomgruppe grenzt dauernd direct dem Grundparenchym an, sondern es findet ein fortwährendes Nähern

und Entfernen beider Elemente von und zu einander statt. Auch lässt wohl die immer peripherische Lage dieser zarten Elemente in dem schützenden mechanischen Gewebe einen Schluss auf das Communicationsbedürfniss mit dem Grundparenchym zu.

Das Hadrom liegt allerdings tiefer in dem mechanischen Gewebe eingebettet. Auch ist der Verkehr des Hadroms mit dem Grundparenchym ein seltenerer, als der des Leptoms. Vielleicht deshalb, weil das Grundparenchym ebenfalls Kohlenhydrate aufspeichert, und in beschränkterem Maasse auch leitet und somit selbst als ein Amylom im weiteren Sinne betrachtet werden kann. In der That liess sich nur für eine beschränkte Anzahl Hadromstränge ein directes Angrenzen an das Grundparenchym nachweisen; aber immerhin für so viele, dass der Zufall des blossen Angrenzens ausgeschlossen scheint. Folgende Thatsache scheint diese Annahme zu bestätigen.

Bei der Anlage von Nebenwurzeln wandeln sich die Zellen des Pericambiums, die bis dahin parallel der Länge der Wurzel gestreckt waren, in Zellen um, die ihre Längenausdehnung von innen nach aussen, fast senkrecht zur Oberfläche der Wurzel haben; genauer, parallel der Richtung, in der sie die Baustoffe der jungen Wurzel zuführen. Diese Umwandlung trifft bei den Wurzeln der übrigen Spadicifloren und denen der Musaceen nur die Zellen des Pericambiums und die äussersten Zellen des Leptoms und Amyloms, welche in der Nähe der Wurzelanlage liegen, so dass die junge Wurzel an der Basis dem Axencylinder wie eine Kappe aufsitzt. Bei Pandanus und Freycinetia wird auch ein Theil des Grundparenchyms bis in die Mitte der Wurzel hinein von dieser Umwandlung betroffen. Die junge Wurzel sendet gleichsam Saugorgane in das Innere der Mutterwurzel. Bei Pandanus erleiden nur wenige Zellen des Grundparenchyms diese Umwandlung: diese bilden im unverwandelten Grundparenchym zusammenhängende Leitungen, je etwa 8—12 Zellen dick. Diese umgewandelten Zellen sind kurze Gefässe mit treppenförmigen Wandverstärkungen und Holzparenchymzellen, welche auf Längsschnitten Markstrahlzellen ähnlich sehen (Fig. 6 und 7). Diese Secundärleitungen, welche die Nebenwurzeln mit Baustoffen versehen und Rohstoffe durch die Nebenwurzeln der Mutterwurzel zuführen, gehen strahlenförmig von dem Ursprung der neuen Wurzel im Peri-

cambium aus und durchziehen, wellenförmig sich um die Gefässbündel herumwindend, dabei auf und ab steigend und mit einander anastomosirend, das Grundparenchym des Centraltheiles in einer Ausdehnung von etwa der 2—3fachen Höhe des Durchmessers der Nebenwurzel.

Charakteristisch für diese Secundärleitungen ist es nun, dass sie sonst etwa in der Mitte des Grundgewebes verlaufend, sich jedesmal da eng an das Gefässbündel anlegen, wo das Amylom direct an das Grundparenchym grenzt und so leicht Nährstoffe an die Leitung abgeben oder Wasser mit Rohstoffen aufnehmen kann.

Aehnliche Umwandlungen erleidet das Grundparenchym bei Freycinetia. Auch hier werden nur einige Zellschichten in geringer Höhe umgewandelt; da hier das Grundgewebe meist nur eine Zellschicht stark ist, so bilden diese umgewandelten Partien den Markstrahlen ähnliche, niedrige Platten, die senkrecht zur Längsrichtung der Wurzel zwischen den Gefässbündeln sich hinziehen. Sie müssen wegen des nahen Aneinanderliegens der Gefässbündel immer unmittelbar denselben angrenzen, auch ohne dass eine Communication stattfindet. Da aber nicht alles Grundparenchym umgewandelt ist, so lässt sich auch hier ein Unterschied im Verhalten desselben constatiren, indem sich, sofern in der Nähe eine Nebenwurzel entspringt, dann immer umgewandeltes Gewebe dort findet, wo das Hadrom in directe Berührung mit dem Grundparenchym tritt.

Das Pericambium.

Demselben ist hier noch eine besondere Betrachtung gewidmet, da gewisse Eigenthümlichkeiten desselben bei Pflanzen verschiedener Familien wiederkehren, die besser im Zusammenhange geschildert werden können. Ferner verlangt es eine besondere Darstellung als der Hauptvermittler des Austausches zwischen den einzelnen Strängen auch in diesen anomal gebauten Wurzeln. Es ist das Gewebe, in dem die Nebenwurzeln ihren Ursprung nehmen und durch welches fast ihr ganzer Verkehr mit der Mutterwurzel geht. Schon bei den Pandanaceen habe ich oben auf diese Thätigkeit des Pericambiums hingewiesen, die als solche ja seit langem bekannt ist.

Mit Ausnahme des Hadroms und Leptoms der Wurzeln der

Pandanaceen grenzt mindestens immer die Hälfte dieser beiden Gewebearten direct an das Pericambium oder steht doch in directer Verbindung mit ihm. Das gesammte Leptom fast aller Palmen findet sich direct am Pericambium; aber auch das Hadrom sucht so viel als möglich mit ihm in Verbindung zu treten. Aus diesem Grunde erkläre ich mir, dass sich an der Peripherie die Gefässe immer zu Platten zusammenschliessen. Während die inneren Hadromstränge meist nur aus je einem Gefässe bestehen, dessen Amylomzellen von denen der anderen ebenfalls isolirten Gefässe durch mechanische Zellen getrennt sind, geben diese peripherischen Plattenbildungen den dadurch vereinigten Amylomzellen Gelegenheit mit einander zu communiciren, und so besitzen auch verhältnissmässig weit im Innern liegende Amylomzellen eine directe Verbindung mit dem Pericambium. Noch erweitert wird dieser Verkehr in einigen Wurzeln dadurch, dass sich die einzelnen Platten je 2—4 einfach, beziehentlich wiederholt V-artig verbinden; letzteres geschieht in Wurzeln von Cyclanthus, Scindapsus, Rhaphidophora, Monstera, Areca und Chamaedorea. Wie weit diese Plattenbildung in Carludovica (Fig. 9) geht, ist oben erörtert worden. Eigenthümliche Platten bilden sich in einzelnen Wurzeln von Chamaedorea. Es gehen von den äussersten Primordialgefässen nach beiden Seiten Gefässplatten aus, die wiederum mit den nächsten Platten verbunden sind und so eine grosse Zickzackplatte (Fig. 8) bilden, die oft bis 10 peripherische Platten vereinigt.

Das Pericambium selbst bietet einige Verschiedenheiten dar. Es besteht aus zartwandigen Zellen bei Musa, Scindapsus, Rhaphidophora und Monstera; da bei diesen Pflanzen keine mechanischen Zellen zwischen den äussersten Theilen des Leptoms und Hadroms (vergl. Fig. 2 und 4) auftreten, so können diese auch direct ohne Vermittelung des Pericambiums mit einander in Verkehr treten. Bei Strelitzia, Cyclanthus und den Palmen Cocos und Caryota ist das Pericambium ebenfalls zartwandig und vermittelt allein den Verkehr, da die beide leitenden Gewebearten trennenden mechanischen Platten sich bis ans Pericambium fortsetzen. Bei beiden letztgenannten Palmen ist das Pericambium zweischichtig (Fig. 1). Pandanus hat sogar ein 3—4schichtiges zartwandiges Pericambium, dessen grosse Ausdehnung wohl dadurch bedingt ist, dass es ausser

mit den peripherischen Leitungen auch mit allen inneren durch das Grundparenchym in Verbindung steht.

Dickwandig ist das Pericambium bei den übrigen Palmen und bei Carludovica und Freycinetia. Dass es trotzdem ein lebenskräftiges Gewebe ist, zeigt sich bei der Anlage von Nebenwurzeln, indem seine dickwandigen Zellen eine ähnliche Umwandlung erleiden, wie die zartwandigen Pericambiumzellen anderer Wurzeln, während rein mechanischen Zwecken dienende Zellen zum Theil absorbirt werden, zum Theil durch den Druck der neuen Wurzelanlage zur Seite geschoben werden ohne Umänderung ihrer Form. — Die vielen grossen runden Poren befähigen dies dickwandige Pericambium sehr wohl, als Leitungsgewebe zu dienen. Es ist meist zweischichtig; einschichtig nur bei Carludovica.

Die peripherischen Leptomgruppen und Hadromplatten grenzen immer direct dem Pericambium an. Eine Ausnahme machen einige Leptombündel von Freycinetia, welche ganz von mechanischen Zellen umgeben sind, während die meisten ebenfalls direct dem Pericambium angrenzen. Auf successiven Querschnitten lässt sich verfolgen, wie diese eingeschlossenen Bündel, ähnlich wie die inneren mit dem Grundparenchym, so diese mit dem Pericambium durch Communicationslücken in Verbindung treten.

Ein abweichendes Verhalten zeigt auch das Pericambium von Anthurium. Die Pericambiumzellen über dem Hadrom sind zartwandig, während die über dem Leptom ebenso wie die nächstliegenden Schutzscheidenzellen und einige Rindenzellen verholzen und mit den inneren mechanischen Zellen das Leptom vollständig umgeben[1]). Auf vielen Querschnitten finden sich jedoch Zellen des Leptoms, die direct zartwandigen Zellen des Pericambiums oder weiter nach innen zu direct dem Amylom (Fig. 10) angrenzen. Auf successiven Querschnitten überzeugt man sich, dass sich auch hier der Verkehr auf Lücken in den mechanischen Platten beschränkt.

1) Vergl. Schwendener: Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlungen d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1882, p. 35.

Uebersicht.

1. Ein Verkehr der durch mechanische Zellen von einander getrennten Hadromstränge unter einander oder mit dem Leptom durch zwischen den mechanischen Zellen liegende Holzparenchymzellen, wie im Holze der Dikotylen, besteht nicht.

2. Am vollkommensten ist die Verbindung der einzelnen Theile der beiden leitenden Gewebe in den Pandanaceen durch das Grundparenchym hergestellt.

3. Bei den Cyclanthaceen schliessen sich die Hadromstränge zu Platten zusammen, bilden reichliche Anastomosen und schaffen somit den einzelnen Amylomcomplexen die Möglichkeit mit einander zu communiciren.

Das Gleiche gilt von dem einfacher angeordneten Hadrome von Chamaerops humilis und Areca rubra.

Beschränkte Anastomosenbildungen und Vereinigungen je zweier Hadrome zu einem, namentlich der äussersten inneren Hadromstränge mit den peripherischen finden bei allen Wurzeln statt; bei den Palmen meist nur das letztere.

4. Die isolirten Leptomstränge bilden ebenfalls selten Anastomosen, häufiger verschmelzen die äussersten mit den peripherischen oder je zwei innere zu einem.

5. Durch Lücken im mechanischen Gewebe communicirt Leptom direct mit dem Hadrom bei den Musaceen, Cyclanthaceen und Scindapsus pinnatifidus, seltener bei Monstera Lennea und Raphidophora Peepla.

6. Völlig isolirt vom Stamme bis zur Vegetationsspitze der Wurzel verlaufende Hadromstränge finden sich in einzelnen Wurzeln von Musa rosacea, wahrscheinlich in denen von Monstera und Rhaphidophora; hauptsächlich aber in denen der Palmen Caryota furfurascens, Thrinax aculeata, Ceroxylon Klopstockia, Chamaerops Biroo, Phoenix dactylifera und der untersuchten Cocos- und Chamaedorea-Arten.

Bei den vier letztgenannten, also Chamaedorea, Cocos, Phoenix und Chamaerops Biroo sind zwei Arten solcher Stränge zu unterscheiden; die einen liegen im mechanischen Ringe, die anderen im Grundparenchym isolirt.

Vielleicht verlaufen auch einige Hadromstränge der Pandanaceen völlig isolirt.

7. Ganz isolirt verlaufende Leptomgruppen finden sich in einzelnen Wurzeln von Musa rosacea, wahrscheinlich auch von Monstera und Raphidophora, immer bei Chamaedorea.

8. Völlig vom Hadrom und Leptom durch mechanische Zellen getrennt ist der innere Parenchymcylinder vieler Palmenwurzeln und der Parenchymkegel der Cyclanthaceen, Araceen und einiger Palmen. —

Diese, 6—8 angeführten, isolirten Leitungen vermögen also nur als Verkehrswege direct von der Wurzelspitze zum Stamme und umgekehrt zu dienen.

Vorstehende Arbeit ist im botanischen Institut zu Berlin angefertigt worden, und sage ich Herrn Prof. Schwendener für seine mannigfachen Unterweisungen und Rathschläge meinen ergebensten Dank. Auch Herrn Prof. Eichler bin ich für gütige Ueberlassung eines grossen Theiles des erforderlichen Materials zu Danke verpflichtet.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Cocos reflexa (157/1), Querschnitt; äusserer Theil des mechanischen Ringes; *g* 2 grosse Gefässe; *l* und *l'* eine peripherische und eine innere Leptomgruppe; *s* Schutzscheide, über dem Leptom stärker verdickt.

Fig. 2. Monstera Lennea (157/1), Querschnitt; *h* Hornparenchymcylinder, *s* Schutzscheide.

Fig. 3. Freycinetia insignis (157/1), Querschnitt; bei *x* grenzt Leptom den Zellen des Grundparenchyms an.

Fig. 4. Musa rosacea (235/1), Querschnitt; bei *x* grenzt das Leptom an das Holzparenchym des Gefässes *g*; *s* Schutzscheide.

Fig. 5. Pandanus Veitchi (118/1), Querschnitt. Ein mittleres Gefässbündel mit 4 grossen Gefässen *g* und 4 Leptomgruppen *l*; die rein mechanischen Bündel *m* im Grundparenchym sind fast völlig ausgebildet; die mechanischen Zellen des Gefässbündels beginnen sich zu verholzen und zwar die das Leptom nach aussen umgebenden zuerst.

Fig. 6. Pandanus utilis (235/1), Querschnitt. Anlegen des Saugstranges *s* einer Nebenwurzel an eine peripherisch liegende Gefässreihe $g_2 g_1 g$ eines inneren Bündels. *p* Grundparenchym.

Fig. 7. Freycinetia insignis (235/1), Längsschnitt. Der Saugstrang *s* einer Nebenwurzel legt sich an das Holzparenchym *h* des Gefässes *g*: *p* Grundparenchym; *m* mechanische Zellen.

Fig. 8. Chamaedorea Arembergiana. Skizze, die Zickzackplatte der peripherischen Gefässreihen darstellend.

Fig. 9. Carludovica Martziana. Skizze; Gefässplatte g_1 die peripherischen Reihen 1, 2, 3 verbindend; g_2 sich an 4 anschliessend.

Fig. 10. Anthurium digitatum (235/1), Querschnitt. Die peripherische Leptomgruppe grenzt der Holzparenchymzelle *x* an; *a* grösseres, *b* kleineres Gefäss; *s* Schutzscheide.

Ueber die Regeneration der Marchantieen.

Von

Hermann Vöchting.

Hierzu Tafel XII—XV.

Die Marchantieen, durch ihr typisches Wachsthum in mehr als einer Beziehung ausgezeichnet, stellen auch hinsichtlich ihrer Regeneration überaus lehrreiche Körper dar. Bevor wir dieselben in dieser Richtung einer näheren Betrachtung unterwerfen, dürften einige Bemerkungen über das Wachsthum unserer Objecte ihren geeigneten Platz finden.

Die Organe, aus denen der Körper der Marchantieen sich aufbaut, haben theils ein unbegrenztes, theils ein begrenztes Wachsthum. Unbegrenzt wächst die Laubfläche, der Masse nach der wichtigste Bestandtheil des Thallus; von begrenzter Entwickelung dagegen sind fast die sämmtlichen Glieder, welche sie erzeugt. Hierher gehören zunächst die Unterblätter und Inflorescenzen, deren Wachsthum streng begrenzt ist, sodann die Wurzelhaare. Werden in besonderen Behältern Brutknospen gebildet, so sind die Wandungen der ersteren von begrenztem, die Brutknospen selbst dagegen von unbegrenztem Wachsthum.

Das unbegrenzte Wachsthum der Laubfläche ist, wenn wir von den sich eben zu Flächen ausbildenden Brutknospen einstweilen absehen, ein einseitiges; sie entwickelt sich fortgesetzt in einer Richtung, und die an ihrem Scheitel entstehenden gleichartigen Tochterbildungen schlagen ganz oder annähernd dieselbe Richtung ein.

Bezeichnen wir das Ende, an welchem das Wachsthum stattfindet, mit Scheitel oder Spitze, so stellt das entgegengesetzte Ende die Basis dar. Der Einfachheit halber wollen wir im Nachfolgenden auch an jedem der Laubfläche entnommenen Theilstücke das dem Scheitel des Mutterorganes zugewandte als sein Scheitelende oder kurz als seinen Scheitel oder seine Spitze, das entgegengesetzte als sein basales Ende oder seine Basis bezeichnen. Beide Enden sind durch den Verlauf der Curven, welche die Athemöffnungen bilden, unschwer zu bestimmen.

Ergeben sich an der Laubfläche die eben bezeichneten Verhältnisse sehr einfach, so bietet dagegen eine Brutknospe, die eben ihre beiden Laubflächen erzeugt, scheinbar Schwierigkeiten. Sie besitzt an zwei entgegengesetzten Enden Vegetationspunkte von gleichartiger Natur, also zwei Scheitelenden. Zu jedem derselben gehörte eigentlich eine Basis, aber wo ist diese zu suchen? Es sei nun gleich vorweg bemerkt, dass unsere Brutknospe eine Zwillingsbildung darstellt, deren beide Glieder sich in einer durch die Mitte der Knospe gelegten Ebene berühren. Für jeden Zwilling rechts und links von der letzteren gelten nun die obigen Bezeichnungen.

Für die Organe mit begrenztem Wachsthum, für die Brutknospenbecher, die Inflorescenzen, deren Stiele und Strahlen, sind die Bezeichnungen ohne Weiteres gegeben. Die Ansatzstelle des Organs stellt die Basis, das gegenüber liegende Ende die Spitze oder den Scheitel desselben dar, und dieselben Benennungen finden auch an jedem aus einem solchen Organe herstellten Stück Anwendung.

Bezüglich aller weiteren morphologischen Verhältnisse sei auf die ausgezeichneten Untersuchungen von Leitgeb[1]) verwiesen mit dem Bemerken, dass ich der von ihm angewandten Terminologie überall gefolgt bin.

Das Culturverfahren, welches bei den meisten der nun zu besprechenden Versuche in Anwendung kam, war ein sehr einfaches. Je nach Bedürfniss mehr oder minder grosse Töpfe wurden mit

1) H. Leitgeb: Untersuchungen über die Lebermoose. VI. Heft. Die Marchantieen. Graz 1881. Hier die Angabe der gesammten auf den Gegenstand bezüglichen Literatur.

feinkörnigem Kiessand nahezu gefüllt, auf diesen, nachdem er völlig durchfeuchtet war, die zur Regeneration bestimmten Objecte gelegt und nun die Töpfe mit Glasscheiben bedeckt. Die Bewässerung der Töpfe geschah selbstverständlich stets durch die Abzugslöcher, von unten her; und der Ort, welchen sie im Zimmer erhielten, war ein solcher, dass die Objecte nur vom diffusen Tageslichte beleuchtet wurden.

I. Experimenteller Theil.

A. Theilbarkeit der Laubfläche.

Wir wollen die Darstellung des experimentellen Theiles mit einem einfachen Versuch eröffnen.

Schneidet man aus jungen wachsenden Laubflächen von Lunularia vulgaris[1]) durch je zwei etwa senkrecht zur Längsaxe gerichtete Querschnitte Stücke heraus, entfernt vorsichtig die Wurzelhaare bis in die Nähe ihrer Ansatzstelle, und legt die Stücke in normaler Stellung auf feuchten Sand, so beobachtet man folgende Regenerations-Erscheinungen. Es entstehen, und zwar je nach der Temperatur in kürzerer oder längerer Zeit, auf der Unterseite der Stücke reichlich neue Wurzelhaare, sodann an ihrer Spitze Adventivsprosse, deren Ort in den Figuren 6, 8 und 12 auf Taf. XII angedeutet ist. Sie entspringen stets auf den Unterseiten der Mittelnerven, dicht hinter den Stellen, wo dieselben durchschnitten wurden (Taf. XII, Fig. 7). Indem wir uns das Genauere über den histologischen Ort und die Entwickelung dieser Sprosse für später versparen, sei hier nur bemerkt, dass ihr Bau so beschaffen ist, dass sie, ohne eine

1) Diese Art ist die für das Studium der Regenerations-Erscheinungen rein vegetativer Organe, soweit mir bekannt, weitaus geeignetste aller Marchantieen. Auf sie beziehen sich daher in erster Linie die im Nachfolgenden gemachten Angaben über die Reproduction der Laubfläche, Brutbecher und Brutknospen. Mehrere verwandte Formen, mit denen experimentirt wurde, zeigten zwar die gleichen Erscheinungen, aber die Vorgänge spielten sich bei ihnen meist ungleich langsamer ab, als bei Lunularia.

Drehung zu beschreiben, ihre morphologischen Oberseiten nach oben, die Unterseiten nach unten richten. Ihre Ansatzstellen an den mütterlichen Trägern sind schmal; sie verbreitern sich aber rasch und bilden bald normale Laubflächen. Sie lösen sich nicht ab, sondern bleiben mit den Mutterstücken in Zusammenhang, und stellen somit die Fortsetzung des durch die Schnitte unterbrochenen Wachsthums der letzteren dar.

Während sich der Scheitel der Stücke in der beschriebenen Weise verhält, bleibt die Basis frei von Sprossen. Wie das Wachsthum der unverletzten Laubfläche ein einseitig unbegrenztes, so ist auch die Regeneration eine einseitige, am Scheitelende der Stücke erfolgende.

Nach Erörterung dieses einleitenden Versuches wollen wir nun das Verhalten der verschiedenen Theile der Laubfläche gegenüber äusseren Eingriffen im Einzelnen untersuchen, und zwar mit den jüngsten beginnen.

Durchschneidet man eine junge, in rascher Entwickelung begriffene Laubfläche unmittelbar vor dem Vegetationspunkte derart, dass nur die beiden den letzteren überwölbenden Lappen entfernt werden, er selbst aber unverletzt bleibt, so entwickelt sich der Scheitel normal weiter und erzeugt bald zwei neue Lappen. In Folge des Schnittes aber bildet sich eine Verschmälerung in der Laubfläche, deren Entstehung unschwer verständlich ist: Der Bau des Vegetationspunktes und der ihn umgebenden Gewebe darf als bekannt vorausgesetzt werden. Durch den Schnitt werden jüngere, noch lebhaft wachsende, und ältere, selbst nahezu ausgewachsene Partien getroffen. Bei den letzteren ist die Störung am grössten, bei den ersteren um so geringer, je näher sie dem Vegetationspunkte gelegen sind, ein Umstand, der aus dem Verlaufe der Anticlinen ohne Weiteres erhellt. Es entsteht somit nach der Operation zunächst eine schmale, schnabelartige Verlängerung, welche weiterhin allmälig in eine Laubfläche von normaler Breite übergeht (Taf. XII, Fig. 1 u. 2). Der eben beschriebene Versuch lehrt, dass eine Ergänzung künstlich entfernter Gewebetheile, vom Vegetationspunkte abgesehen, nicht stattfindet; die durch den Schnitt entstandene Verschmälerung im Thallus wird niemals ergänzt, sondern bleibt zeitlebens erhalten.

Wiederholt man das Experiment, jedoch mit dem Unterschiede,

dass der Schnitt in geringer Entfernung unter dem Vegetationspunkte geführt wird, so beobachtet man zunächst Vorgänge, welche den vorhin besprochenen ähnlich sind. Auch jetzt wird wieder die schnabelartige Verlängerung gebildet (Taf. I, Fig. 4), allein diese führt keinen Vegetationspunkt. Ein solcher aber entsteht nun als Neubildung, und zwar, wie oben erörtert, auf der Unterseite des Mittelnerven[1]). Während er unmittelbar hinter der Schnittfläche erzeugt wird, wächst gleichzeitig das ganze mittlere und untere Gewebe des jungen Mittelnerven in höherem Grade, als die Luftkammerschicht, besonders die untersten Zellenlagen erfahren einen Vorzug vor der letzteren. In Folge dieses Umstandes entsteht auf der schmalen Brücke, welche den zur Fläche entwickelten Adventivspross mit dem mütterlichen Träger verbindet, eine Stelle, an welcher die Luftkammerschicht fehlt. Man gewahrt diese Stelle erst bei näherer Betrachtung; sie hebt sich als mattglänzende Fläche ab, welche (s. Fig. 3 bei a, 5 u. 12 auf Taf. XII) beiderseits durch gebogene Linien begrenzt ist. Die hier befindlichen, der Anlage nach inneren, nun an die Oberfläche gelangten Elemente zeichnen sich durch nach aussen gewölbte Wände und einen reichen Chlorophyllgehalt aus. Der Mangel der Luftkammerschicht macht sich, soweit man sehen kann, an diesen Orten nicht fühlbar. — Der Mutter- und Adventivspross stellen eine einheitliche Fläche dar, ähnlich derjenigen, welche der vorige Versuch uns darbot.

Führt man unser Experiment wiederholt an den jedesmal entstandenen Adventivsprossen aus, so erhält man eine Laubfläche, die fortgesetzt aus Sympodien aufgebaut ist.

Werden die Schnitte in zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkte ausgeführt, so bleiben die schnabelförmigen Fortsätze immer kürzer (Taf. XII, Fig. 12), bis endlich, wenn man den fertigen Thallus operirt, die Bildung derselben gänzlich unterbleibt. Die Schnittfläche bleibt jetzt unverändert, und die auf der Unterseite entstehenden Sprosse erfahren keine Verschiebung.

1) Die in Folge künstlicher Eingriffe an dem Thallus unserer Marchantiee entstehenden Adventivsprosse nehmen somit, wie zu erwarten, dieselben Orte ein, an welchen sie sich normal bei denjenigen Arten finden, deren Laubflächen-Verzweigung durch Bildung adventiver Sprosse erfolgt. Vergl. Leitgeb, Marchantieen, S. 3.

In allen bisher erörterten Versuchen besassen die sich regenerirenden Stücke ein noch im Wachsthum begriffenes apicales Gewebe und erzeugten, wenn der Vegetationspunkt entfernt war, stets nur einen Adventivspross; je jünger das Stück, um so vollständiger bemächtigte sich der letztere der Richtung des entfernten Scheitels. Etwas anders gestaltet sich die Sache, wenn man mit älteren, völlig ausgewachsenen Stücken experimentirt. Schon an Stücken mittleren Alters treten nicht selten statt eines zwei Adventivsprosse auf, und bei Anwendung noch älterer Stücke ist dies eine häufig zu beobachtende Erscheinung, ja es kommen gelegentlich selbst drei vor. Der Ort dieser Sprosse ist nicht immer gleich. Bald stehen sie, wenn in Zweizahl vorhanden, in gleichen Abständen von der Längsaxe des Mutterorgans rechts und links vom Mittelnerven; bald nimmt der eine genau die Mittellinie ein, während der andere abseits steht; bald entspringen beide in etwas grösserer, gleicher oder ungleicher Entfernung von der Längsaxe des Mutterorgans. Die beiden Neubildungen können dabei gleich oder ungleich entwickelt sein (vergl. Fig. 9 und 14 auf Taf. XII). — Wie die Verhältnisse sich gestalten, wenn drei Sprosse vorhanden sind, braucht nach dem Gesagten nicht näher entwickelt zu werden.

Wie in der Querrichtung, so kann man den Thallus auch parallel zu seiner Längsaxe theilen. Stellt man sich Stücke jugendlichen oder mittleren Alters in der oben bezeichneten Art her, und halbirt diese möglichst genau in der Medianebene, so erzeugen auch diese Theilstücke Adventivsprosse (Taf. XII, Fig. 18). Auch jetzt entstehen die letzteren, wie nicht anders zu erwarten, auf der Unterseite der dem Stück gehörenden Mittelnerven-Hälfte, und zwar entweder hinter der apicalen Querschnittfläche oder neben dem Scheitelende der medianen Längsschnittfläche. Werden zwei Sprosse gebildet, so entspringen dieselben gewöhnlich an den beiden oben bezeichneten Orten.

Stellt man den zuletzt erörterten Versuch mit dem Unterschiede an, dass die Halbirung der Länge nach nicht vollständig ausgeführt wird, so erhält man Regenerations-Erscheinungen, wie sie in Fig. 15 auf Taf. XII dargestellt sind. In Fig. 17 ist das Ergebniss eines Controlversuches abgebildet, in welchem die theilweise Halbirung

von der Basis aus vorgenommen wurde. Beide Figuren bedürfen keiner Erläuterung.

Wenn die der Länge nach halbirten Stücke, wie es in den bis jetzt ausgeführten Experimenten der Fall war, eine Partie des Mittelnerven besitzen, so geht die Bildung der Adventivsprosse rasch von statten. Langsamer dagegen verläuft dieser Process, wenn den Stücken das Mittelnervengewebe fehlt. Führt man die Längsschnitte parallel dem Mittelnerven, aber in einiger Entfernung von demselben aus, so vergeht auch unter günstigen äusseren Bedingungen längere Zeit, ehe an den Randstücken Adventivsprosse auftreten. Fast regelmässig erscheinen dieselben aber später, und zwar entspringen sie auch jetzt auf der Unterseite der Stücke in der Nähe ihrer apicalen Enden. Doch ist ihr Ort hier kein so streng begrenzter, wie in den früheren Fällen; sie finden sich bald unmittelbar hinter der Schnittfläche, bald in einiger Entfernung von derselben.

Verwendet man endlich ganz schmale Randpartieen der Laubfläche zum Versuch, so verfliesst meist beträchtliche Zeit, ehe Neubildungen auftreten, doch erscheinen sie in der Regel auch dann, und nehmen nun die gleichen Orte ein, welche vorhin bezeichnet wurden (Taf. XII, Fig. 19).

Der Umstand, dass an solchen Stücken, welche einen Theil des Mittelnerven besitzen, die Adventivsprosse aus den letzteren hervorgehen und sich ungleich leichter und schneller entwickeln, als an Randpartien, beruht auf der Thatsache, dass das Gewebe der Unterseite des Mittelnerven seine Theilungsfähigkeit während der ganzen Lebensdauer des Thallus bewahrt, während die Elemente des Randes früh in den Dauerzustand übergehen, ein Punkt, auf welchen wir später zurückkommen werden. — Wie leicht am Mittelnerven Neubildungen entstehen, erhellt auch daraus, dass, wenn man nur ihn, nicht aber die Randpartien durchschneidet, wie in Fig. 21 auf Taf. I, gewöhnlich hinter der Schnittfläche Sprosse gebildet werden, die aber oft nicht zur Ausbildung gelangen.

Lehrreich ist das Verhalten solcher Objecte, deren Längsschnittfläche nicht parallel, sondern geneigt zur Medianlinie des Mutterorgans verläuft. Schneidet man die Stücke in der Art heraus, dass das Scheitelende spitz zuläuft, während das Basalende breit ist, so entstehen die Adventivsprosse bald in der Nähe der Spitze, bald in

grösserer oder geringerer Entfernung von derselben (Fig 10 und 16 auf Taf. XII). Ist das basale Ende des Stückes so beschaffen, dass es noch einen Theil des Mittelnervengewebes führt (Taf. XII, Fig. 11), so entsteht der Tochterspross gewöhnlich an dieser, während die Spitze keine Neubildungen erzeugt.

Stets aber sind, was wohl zu beachten, die jungen Sprosse nach vorn gerichtet, und entspringen dem Apicalende der Mittelnervenpartie, welche an der Basis des Stückes gelassen wurde.

Auch spielt hierbei die Gestalt des Stückes eine gewisse Rolle, wie aus dem in Fig. 13 dargestellten Falle erhellt, in welchem der Spross an der Spitze erschien, trotzdem das zugespitzte Basalende aus Mittelnervengewebe bestand. —

Die Stücke, welche in den zuletzt erörterten Versuchen benutzt wurden, waren zum Theil schon sehr klein. Um zu erfahren, wie weit man in der Verkleinerung gehen könne, schnitt ich aus dem Thallus, und zwar aus seiner Mittelnerven-Region unter etwas grösseren auch solche Stücke heraus, welche nur eine Fläche von einem Quadrat-Millimeter besassen. Zu meiner Ueberraschung erzeugten auch diese noch Adventivsprosse, die freilich entsprechend klein waren. Wir werden jedoch später sehen, dass man in der Theilung noch erheblich weiter gehen kann.

Alle bis jetzt gemachten Angaben gelten für Thallusstücke jugendlichen und mittleren Alters; Ausnahmen von der Regel bezüglich des Ortes der Neubildungen wurden bei ihnen niemals beobachtet. Im Allgemeinen hat unsere Regel auch noch Gültigkeit für Stücke aus älteren Thalluslappen. Nimmt man dagegen Stücke aus ganz alten, auf der Oberfläche schon gebräunten Laubflächen, so beobachtet man gelegentlich Ausnahmen. Unter den mit zahlreichen Objecten angestellten Versuchen fiel besonders ein Fall auf, in welchem der Adventivspross am basalen Ende unmittelbar hinter der Schnittfläche entstand. Derselbe war in Bezug auf das mütterliche Stück nach hinten gerichtet und kehrte, ohne eine Drehung beschrieben zu haben, seine Oberseite nach oben. Das apicale Ende dieses Stückes führte keine sichtbaren Neubildungen. — Neben dieser auffallenden Ausnahme kamen hin und wieder minder weitgehende vor. Es entsprangen die Sprosse in geringer Entfernung von der Basis, waren aber in ihrer Wachsthumsrichtung meist nach

vorn gekehrt; es konnten dabei die Spitzen der Stücke ebenfalls Sprosse führen, oder auch keine solchen aufweisen. — Ganz allgemein ergaben unsere Versuche, dass der Gegensatz zwischen Spitze und Basis, soweit er in der Bildung von Adventivsprossen zum Ausdruck gelangt, mit steigendem Alter des Thallus um ein Geringes abnimmt, Verhältnisse, die in analoger Art auch bei höheren Pflanzen beobachtet wurden.

Durch die bisher ausgeführten Untersuchungen wurde festgestellt, an welchen Orten die Neubildungen bei der Regeneration entstehen. Wenn auch ohne Weiteres einleuchtete, dass die Ursachen, welche diese Orte bestimmen, nur innere sein können, so bedurfte diese Annahme doch noch einer näheren Bestätigung. Die letztere wurde in folgender Art erbracht.

Erstens: Es wurden Thallusstücke der mehrbesprochenen Art in normaler und verkehrter Lage auf feuchten Sand gelegt, und nun in einen finsteren Raum gebracht.

Zweitens: Die Stücke erhielten auf dem Boden einer Krystallisirschale, der mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt war, eine horizontale, theils normale, theils verkehrte Lage, und wurden nun mit dem Gefäss in einen innen geschwärzten Zinkkasten gestellt, dessen untere Wand aus einer Glasscheibe bestand. Unter der letzteren befand sich ein geneigter Spiegel, welcher das einfallende diffuse Tageslicht nach oben reflectirte. Unter diesen Verhältnissen war somit bei der einen Hälfte der Objecte die morphologische Ober-, bei der anderen die Unterseite beleuchtet.

Drittens: Längere Thallusstücke wurden an feinen Fäden in mit Wasserdampf gesättigten Glascylindern vertical so aufgehängt, dass bei den einen die Spitze nach oben, bei den anderen nach unten sah. Der eine Cylinder wurde einer mässigen Beleuchtung, der andere der Dunkelheit ausgesetzt, und die Stücke selbst von Zeit zu Zeit befeuchtet.

Viertens endlich wurden längere Stücke bis zu etwa einem Drittel ihrer Länge vertical in feuchten Sand gesteckt, die eine Hälfte mit der Spitze, die andere mit der Basis nach unten gewendet, und nun ebenfalls mässig beleuchtet.

Das Ergebniss der drei ersten Versuche war, dass die Sprosse unter allen Umständen an den Orten entstanden, welche früher be-

zeichnet wurden. Sie gingen entweder lediglich aus der Spitze des Mittelnerven hervor, oder bildeten sich ausserdem in einiger Entfernung von derselben.

Diejenigen Fälle, in welchen die Sprosse auch an Stücken mittleren Alters in einiger Entfernung von der apicalen Schnittfläche auftraten, fanden sich am meisten an den Objecten, welche im finsteren Raume in horizontal-verkehrte Lage gebracht waren. Sie entstanden mitten auf dem Nerven oder seitlich von demselben bald in grösserer, bald in geringerer Entfernung von der Spitze, selbst, wenngleich selten, in der Nähe der Basis. An den in normaler Lage befindlichen kamen sie zwar gelegentlich auch an den bezeichneten Orten vor, doch geschah dies im Ganzen selten. — Die Ursache der genannten Erscheinung ist noch fraglich. Man könnte zunächst an einen Einfluss der Schwerkraft denken, allein das normale Wachsthum der Laubfläche, sowie die Entstehung der Adventivsprosse bei normaler Lage der Stücke sind der Annahme nicht günstig. Näher dürfte eine andere Muthmassung liegen. Die ihrer Wurzelhaare beraubten Thallusstücke, wenn in normaler Lage auf feuchten Sand gelegt, erzeugen auf der Oberfläche ihres ganzen Mittelnerven reichlich neue Wurzelhaare, während deren Bildung an den verkehrt gelegten unterbleibt, oder doch sehr unbedeutend ist. Es liesse sich nun denken, dass die in den normal gelegten Stücken vorhandenen Reservestoffe zunächst zur Bildung der Wurzelhaare verwendet würden, und deshalb die Bildung mehrerer Adventivsprosse unterbliebe. Wenn dagegen die Stücke verkehrt liegen und die Haarbildung nicht stattfindet, dann könnte das ganze Quantum verfügbarer Reservesubstanz in Sprossbildung aufgehen. Dazu dürfte ferner noch der Umstand kommen, dass im ersteren Falle in dem dichten Haarwulste der Unterseite der Raum zur Sprossbildung fehlt.

Wir haben nun noch kurz der Ergebnisse des vierten Versuches zu gedenken. War die Basis des Stückes in den Sand gesteckt, so entstanden die Sprosse stets an der Spitze. Befand sich umgekehrt die Spitze im Sande, so entstand der Adventivspross bald trotz der ungünstigen äusseren Bedingungen an der Spitze, bald in der Höhe der Sandoberfläche. Wie ich vermuthe, wurden in allen diesen Fällen zunächst Sprosse an der Spitze angelegt, allein nur einem

Theile derselben gelang es, die äusseren Hindernisse zu überwinden.

Fasst man das Ergebniss der vier Versuche zusammen, so ergiebt sich, dass weder die Lage der Sprosse, noch die Beleuchtung, unter welche dieselben gebracht werden, von sichtbarem Einfluss auf die Entstehung der Neubildungen ist. Die Ursachen, welche den Ort der letzteren bestimmen, sind sonach innere, in der Organisation des Thallus begründete.

Orientirung der Adventivsprosse bezüglich ihrer Ober- und Unterseite.

Es wurde früher erwähnt, dass die an der Spitze normal gelegter Thallusstücke entstehenden Adventivsprosse so gebaut sind, dass ihre Ober- und Unterseiten in ihrer Lage mit den entsprechenden Seiten des Mutterorganes zusammenfallen. Indem wir bezüglich der histologischen Vorgänge auf einen späteren Abschnitt verweisen, sei hier das schon Gesagte durch einige weitere Angaben ergänzt.

Es handelt sich zunächst darum, wie die Sprosse orientirt sind, welche in grösserer oder geringerer Entfernung von der Spitze entstehen. Um hierüber Klarheit zu erlangen, wurde genau auf die Beschaffenheit derjenigen Sprosse geachtet, welche an den in verkehrter Horizontallage ins Dunkle gebrachten Objecten entstanden. Wie nicht anders zu erwarten, waren diese Sprosse sehr schmal, und vermöge ihres negativen Geotropismus senkrecht nach oben gerichtet. Es zeigte sich nun, dass alle diese Sprosse, mochten sie dem apicalen Ende nahe oder mehr oder weniger fern stehen, so orientirt waren, dass ihre morphologischen Oberseiten nach den Spitzen, ihre Unterseiten nach den Basen der Mutterstücke sahen. Gelegentlich kam es auch vor, dass die Oberseite nicht genau nach dem Apical-Ende, sondern etwas auswärts gerichtet war, doch traten diese Fälle an Zahl beträchtlich hinter die normalen zurück. — Ganz selten und nur an alten Stücken fanden sich solche völlige Ausnahmen von der Regel, wie deren eine oben beschrieben wurde.

Nach Feststellung der erörterten Verhältnisse entstand die Frage, ob sich dieselben nicht durch äussere Factoren, besonders das Licht,

beeinflussen lassen dürften. Grund zu dieser Annahme lag in dem Verhalten der jungen Thalluslappen an den Brutknospen, deren Bilateralität bekanntlich durch das einfallende Licht bestimmt wird. Um diese Frage zu entscheiden, wurde die Entwickelung derjenigen Sprosse genau verfolgt, welche unter den Bedingungen des zweiten der oben genannten Versuche entstanden. Das Ergebniss dieser Beobachtungen beantwortete die aufgeworfene Frage im verneinenden Sinne. Lagen die Thallusstücke verkehrt, so dass ihre morphologischen Oberseiten beleuchtet waren, so bildeten sich die Adventivsprosse in gewohnter Art und wuchsen nun, ihre Oberseite ebenfalls nach unten gerichtet, auf der Glasfläche hin. Hatten die Objecte dagegen ihre normale Lage und waren demnach ihre Unterseiten beleuchtet, so entwickelten sich die Sprosse anfänglich in der Richtung ihrer mütterlichen Träger, dann aber beschrieben sie eine Torsion, oder, was häufiger, krümmten sich in ihrem vorderen Theile derartig bogenförmig herum, dass ihre Oberseiten dem einfallenden Lichte zugewandt waren.

Es ergiebt sich somit, dass die Orientirung der Adventivsprosse bezüglich ihrer Ober- und Unterseiten durch das Licht nicht bedingt wird; vielmehr sind es lediglich innere Ursachen, welche den fraglichen Bau bestimmen. Wie das dorsiventral gebaute Blatt einer höheren Pflanze seine Oberseite dem Stengelscheitel zuwendet, so richtet auch der Adventivspross unseres Thallus seine Oberseite der Spitze des Mutterstückes entgegen.

Theilbarkeit des Thallus parallel zu seiner Fläche.

In unseren bisherigen Veisuchen handelte es sich um die Reproduction von Stücken, welche durch senkrecht zur Fläche gerichtete Schnitte isolirt waren; alle Stücke besassen die sämmtlichen histologischen Elemente, welche von oben nach unten auf einander folgen. Wir wollen nunmehr sehen, ob auch eine Theilung parallel zur Fläche möglich ist.

Um diese Frage zu entscheiden, verfuhr ich in folgender Art. Von kräftig entwickelten Laubflächen wurden die dünneren Partien rechts und links vom Mittelnerven durch zwei Längsschnitte getrennt, und dann aus dem bleibenden Theile durch Querschnitte

kleinere, für den fraglichen Zweck geeignete Stücke hergestellt. Die letzteren wurden nun durch je einen Flächenschnitt so in zwei Hälften zerlegt, dass die obere die Epidermis, die Luftkammern und etwa die Hälfte des parenchymatischen Gewebes, die untere dagegen den noch übrigen Theil dieses Gewebes und die untere Rinde führte. Diese Stücke erhielten dann auf feuchtem Sande eine solche Lage, dass die oberen Thallushälften ihre Epidermis, die unteren ihre Schnittflächen nach oben richteten. Das Ergebniss dieses Versuches bestand in Folgendem.

Die Stücke der beiderlei Art erzeugten Adventivsprosse. An denjenigen Objecten, welche die oberen Hälften der einstigen Mittelnerven bildeten, entstanden die Sprosse auf der Unterseite, und zwar an der morphologischen Spitze; an den unteren Hälften gingen sie ebenfalls aus dem Scheitelende der Unterseite hervor, entsprangen hier also an denselben Orten, die sie in unseren früheren Versuchen einnahmen. In beiden Fällen bedurfte es jedoch einer längeren Zeit, ehe die Neubildungen auftraten. Die Stücke, welche keine Epidermis und kein Luftkammergewebe besassen, ergrünten allmälig und wiesen später in ihren parenchymatischen Zellen grosse Chlorophyllkörper auf; mit Hülfe der letzteren ward offenbar erst die Substanz erzeugt, welche zum Aufbau der Sprosse erforderlich war. An der Schnittfläche erwies sich das Gewebe in allen Fällen ungemein widerstandsfähig. Fast ausnahmslos waren nur diejenigen Elemente zerstört, welche vom Schnitt getroffen waren, alle übrigen dagegen erhalten. Eine korkartige Theilung, wie sie bei höheren Pflanzen unter ähnlichen Verhältnissen auftritt, wurde hier niemals wahrgenommen.

Das eben beschriebene Ergebniss veranlasste die Ausführung eines weiteren Versuches. Es drehte sich dabei um die Frage, wie sich das innere parenchymatische Gewebe des Thallus allein, nach Entfernung der Luftkammerschicht und der unteren Rinde, verhalten würde. Zu dem Ende fertigte ich mir wieder sehr kräftige Mittelnervenstücke an, und hob dann von denselben vermittelst scharfer Schnitte sowohl das Luftkammergewebe, als auch die untere Rinde vollständig ab. Zwölf so hergestellte Stücke wurden nun in der Art auf feuchten Sand gelegt, dass bei der einen Hälfte die morphologische Unterseite nach unten, bei der anderen dagegen nach

oben gerichtet war; die Apicaltheile der Stücke sahen dabei sämmtlich nach einer Seite. Um Verletzungen zu vermeiden, wurden keinerlei Marken an den Stücken angebracht.

Wie nicht anders zu erwarten, verging auch dieses Mal längere Zeit, ehe die Stücke Wachsthumserscheinungen zeigten; die einzige Veränderung, welche zunächst eintrat, bestand darin, dass sie nach und nach dunkelgrün wurden. Endlich aber erzeugten auch sie Adventivsprosse, und zwar, meiner Voraussetzung entsprechend, in folgender Weise. Diejenigen Stücke, deren morphologische Unterseiten nach unten gerichtet waren, bildeten die Sprosse auf der letzteren unmittelbar hinter der apicalen Querschnittfläche. Nur ein Fall machte eine Ausnahme insofern, als der Spross an der apicalen Querschnittfläche selbst entstand. Alle diese Neubildungen waren so orientirt, dass sie, entsprechend unseren früher gemachten Erfahrungen, ihre morphologischen Oberseiten nach oben wandten; nur wich auch hierin der an der apicalen Schnittfläche entstandene Spross um ein Geringes ab, indem er der Anlage nach eine etwas geneigte Stellung hatte, und erst durch Drehung in die normale Horizontal-Lage gelangte.

Von den sechs Stücken, deren morphologische Unterseiten nach oben gerichtet waren, ging eines vollständig und ein anderes in seiner apicalen Hälfte zu Grunde. An den vier unverletzt gebliebenen entstanden die Adventivsprosse auf den nach oben gewandten morphologischen Unterseiten wieder unmittelbar hinter der apicalen Schnittfläche. Die Oberseiten dieser Sprosse waren der Anlage nach nach unten gewandt; und sie beschrieben, um in normale Lage zu gelangen, eine Drehung von 180° oder krümmten sich bogenförmig aufwärts. — Sehr lehrreich war das Verhalten des Stückes, das in seiner apicalen Hälfte zu Grunde ging. An dem gesund gebliebenen Theile entstand auch hier der Spross auf der morphologischen Unterseite dicht hinter dem abgestorbenen Theile, und kehrte seine Oberseite dem letzteren zu. Er wuchs zunächst senkrecht empor, beschrieb aber dann eine Torsion, und gelangte dadurch in normale Lage.

Fasst man die vorgeführten Thatsachen ins Auge, so ergiebt sich, dass der Zusammenhang der auf einander folgenden Gewebe des Querschnittes zur Bildung der Adventivsprosse nicht nothwendig

ist, sondern dass sowohl die obere als die untere Hälfte des Gewebes der Laubfläche, und ferner selbst das isolirte innere parenchymatische Gewebe im Stande sind, Neubildungen hervorzubringen.

Endlich wurde noch versucht, ob sich nicht auch Stücke der Epidermis und der verzweigten Zellreihen der Luftkammern zur Regeneration bewegen lassen. Trotz aller Sorgfalt bei der Pflege gingen aber derartige Gewebepartien, wenn isolirt, stets zu Grunde. Besassen die Stücke jedoch Theile, und mochten sie auch nur sehr klein sein, des mittleren parenchymatischen Gewebes, so erfolgte an diesen regelmässig die Bildung von Adventivsprossen. Die chlorophyllreichen Zellreihen der Luftkammern gingen bei diesen Versuchen stets bald zu Grunde, wie sie sich mir auch sonst als die empfindlichsten Theile des Thallus erwiesen haben. Ebensowenig erzeugte auch das epidermale Gewebe Neubildungen. — Trotz dieser negativen Ergebnisse zweifle ich jedoch nicht daran, dass auch diese Elemente, besonders die chlorophyllreichen Zellreihen, der Reproduction fähig sind. Vielleicht bedarf es nur besonderer Kunstgriffe, um sie dazu zu veranlassen.

Beiläufig sei noch bemerkt, dass Stücke des unteren Rindengewebes, wenn auch nur sehr klein, unter geeigneten äusseren Bedingungen jederzeit Adventivsprosse hervorbringen.

Es wurde oben erwähnt, dass Stücke des Mittelnerven, auch wenn sie nur die Fläche eines Quadratmillimeters besassen, noch der Regeneration fähig seien. Nachdem nunmehr auch die Theilbarkeit parallel zur Fläche erörtert worden, wird man das Gelingen des folgenden Versuches begreiflich finden.

Ein Stück aus der Mittelfläche eines kräftigen Thallus wurde mit einem scharfen Messer auf einer glatten Korkplatte so fein zerschnitten, dass die Theilstücke schliesslich einen grobkörnigen Brei darstellten. Die grössten Stücke mochten etwa die Grösse eines halben Cubikmillimeters haben, während die kleinsten erheblich kleiner waren. Dieser Brei wurde auf feuchtem Sande ausgebreitet, und vor störenden äusseren Einflüssen möglichst geschützt. Nach einiger Zeit wurden anfänglich einzelne, dann immer zahlreichere iunge Sprosse sichtbar, und schliesslich ging eine ganze Schaar junger Laubflächen aus der breiartigen Masse hervor. Die Untersuchung ergab, dass die weitaus grösste Mehrzahl der Stückchen

frisch geblieben und im Stande gewesen war, Adventivsprosse zu erzeugen.

Dieser Versuch zeigt klar, welcher Grad von Widerstandsfähigkeit gegen äussere Eingriffe dem Thallus unserer Pflanze eigen ist, welche Lebensenergie auch den kleinsten Zellcomplexen noch innewohnt. Hier lässt sich nahezu streng und vollgültig der Beweis führen, dass auch in jeder einzelnen vegetativen Zelle potentiell der ganze Organismus enthalten ist; ja es dürfte nicht unmöglich sein, die Wahrheit dieses Satzes an unserer Pflanze unter geeigneten Bedingungen experimentell direct zu beweisen.

Regeneration der Wand des Brutbechers.

Von den rein vegetativen Organen mit begrenztem Wachsthum lässt sich nur eines zum Versuch verwerthen, die Wand des Brutbechers. Die übrigen derartigen Gebilde sind zu klein, um zu unserem Zwecke benutzt werden zu können.

Um das Verhalten unserer Organe festzustellen, wurde eine Anzahl derselben von der Laubfläche und zwar in solcher Höhe getrennt, dass kein Gewebe des Brutknospen erzeugenden Bechergrundes an ihnen vorhanden war. Diese Becher wurden dann entweder ganz oder in zwei bis vier Stücke zerschnitten auf feuchten Sand gelegt. Schon bald wurde das matte Grün dieser Stücke dunkler, und nach einiger Zeit traten Adventivsprosse auf. Diese fanden sich, wenn die Stücke unversehrt geblieben waren, meistens dicht über der basalen Schnittfläche, seltener standen sie von dieser entfernt. Sie entsprangen gewöhnlich dem unmittelbar über der Schnittfläche gelegenen Gewebe, nicht der Schnittfläche selbst. Anfangs als grüne Knötchen sichtbar, entwickelten sie sich rasch zu normal gestalteten Laubflächen (Taf. XII, Fig. 20).

Waren die Stücke, wie es vereinzelt vorkam, von der Basis aus auf kurze Strecken in Zersetzung übergegangen, dann bildeten sich die Sprosse an dem bleibenden grünen Theile dicht über der Abgrenzungsstelle des zersetzten und gesunden Gewebes.

Es entstehen somit die Sprosse an der Basis unseres Organes. Da aber in den bisher ausgeführten Versuchen nicht ausgemacht

war, ob nicht die Schnittfläche[1]) dabei einen Einfluss ausgeübt hatte, so wurde das Experiment mit einer geringen Aenderung wiederholt. Ich schnitt von eben dem Thallus enthobenen, wohlentwickelten Becherwänden den apicalen Rand bis zu geringer Entfernung fort, zerlegte dieselben dann senkrecht zur basalen und apicalen Schnittfläche in jedesmal mehrere Stücke, so dass jedes der letzteren von vier Schnittflächen begrenzt war. Allein auch jetzt war das Ergebniss das gleiche. Die Adventivsprosse entstanden an den basalen Enden der Stücke, sobald diese unverletzt geblieben waren; traten Zersetzungserscheinungen ein, so bildeten sie sich an dem früher bezeichneten Orte.

Dieselben Erscheinungen wurden beobachtet, als die Wände der Brutbecher von Marchantia polymorpha zum Versuche benutzt wurden.

Alles zusammengefasst ergiebt sich sonach, dass die Brutbecherwände, Gebilde mit begrenztem Wachsthum, ihre Neubildungen an der Basis erzeugen.

B. Regeneration der Blüthenstände.

Im Jahre 1874 wurde bekanntlich von Farlow[2]) die interessante Beobachtung gemacht, dass an Farn-Prothallien durch vegetative Sprossung beblätterte Pflanzen entstehen können. 1876 zeigte ferner Pringsheim[3]) durch Versuche, dass man aus der Seta der Mooskapsel die Sprossung von Protonema hervorrufen könne, eine Thatsache, die bald darauf von Stahl[4]) bestätigt und dahin erweitert wurde, dass auch die Wand der Mooskapsel der Protonema-Bildung fähig sei.

Theils in dieselbe, theils in spätere Zeit fällt eine Reihe von

1) Ich meine insofern, als zur Heilung der Schnittfläche plastische Substanz herbeiströmt.

2) W. Farlow. Ueber ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farn-Prothallien. Botan. Zeitung 1874, S. 180.

3) N. Pringsheim. Ueber vegetative Sprossung der Moosfrüchte. Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Juli 1876.

4) E. Stahl. Ueber künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. Botan. Zeitung 1876, S 689 (Nov.)

Mittheilungen Brefeld's[1]), welche die durch künstliche Eingriffe hervorgerufene Erzeugung adventiver Sprossungen am Fruchtkörper verschiedener Pilze betreffen.

Die neu beobachteten Thatsachen wurden alsbald in verschiedenem Sinne zur Lehre vom Generationswechsel der Cryptogamen verwerthet. Indem wir uns ein Eintreten auf diesen Gegenstand versagen, sei auf die Arbeit von Stahl und ganz besonders auf die erschöpfende Behandlung verwiesen, die Pringsheim[2]) unserem Gegenstande hat angedeihen lassen.

Bei dieser Erörterung waren die Lebermoose nicht specieller in's Auge gefasst. Doch lagen, und zwar z. Th. aus älterer Zeit, Beobachtungen vor, welche zu einer Behandlung derselben einladen konnten.

So erwähnt schon Nees v. Esenbeck[3]), dass v. Flotow zwei Stiele der Inflorescenzen von Marchantia polymorpha fand, welche grüne Laubsprosse führten. Dieselben entsprangen aus der Ventralseite der oberen Stieltheile, von denen der eine eine Inflorescenz besass, während der andere frei davon war.

Leitgeb[4]) machte die interessante Beobachtung, dass an einem weiblichen Hute von Marchantia an Orten, die normal von Archegonien eingenommen wurden, vegetative Sprossungen entstanden.

Ferner berichtet Lindberg[5]), dass er in der Cultur an einem Fruchtkopfe von Dumortiera irrigua und aus dem Rande eines sterilen Strahles zwei sterile Laubachsen hervorwachsen gesehen.

In neuester Zeit endlich fand J. Klein[6]) zufällig in einem Rasen von Marchantia polymorpha Stiele von Inflorescenzen, welche in der Nähe der letzteren gewöhnliche Laubsprosse trugen. Die

1) O. Brefeld. Die Entwickelungsgeschichte der Basidiomyceten. Botan. Zeitung 1876, S. 49 (Jan.). — Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III. Heft. Leipzig 1877, S. 69 ff.

2) N. Pringsheim. Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. XI, S. 1.

3) Nees v. Esenbeck. Naturgeschichte der europäischen Lebermoose, IV. Breslau 1838, S. 94.

4) Botanische Zeitung 1875, S. 747.

5) Nach Leitgeb. Marchantieen, S. 35.

6) J. Klein. Ueber Sprossung an den Inflorescenzstielen von Marchantia polymorpha. Botan Centralblatt, Bd. V, 1881, S. 26 ff.

Stiele waren noch mit dem mütterlichen Thallus in Verbindung, aber so weit umgebogen, dass sie dem Boden anlagen; und Klein glaubt, dass die dem letzteren entströmende Feuchtigkeit die Ursache der abnormen Sprossbildung gewesen sei.

Die mikroskopische Untersuchung der Stiele weiblicher Inflorescenzen ergab, dass die fraglichen Sprosse den „Wurzelrinnen“ entsprangen. Neben den äusserlich sichtbaren fanden sich noch weitere derartige Gebilde, welche auf einem früheren Wachsthumsstadium stehen geblieben waren. Solche nicht zu weiterer Entwickelung gelangte Anlagen fand Klein auch in den „Wurzelrinnen“ normaler aufrechter Stiele, und schloss daher auf das regelmässige Vorkommen derselben an den bezeichneten Orten.

Bei Culturversuchen fand unser Autor, dass an einem Stiele sich eine der genannten Sprossungen bildete, und zwar entsprang sie dem unterem Ende desselben.

So viel aus Klein's Angaben. Ich selbst habe die von ihm beschriebene Erscheinung im Freien niemals beobachtet, obwohl ich mich vielfach danach umgesehen habe.

Versuchen wir nun, den Ort dieser Sprosse näher zu bestimmen.

a) Verhalten der Stiele.

Zu meinen Untersuchungen dienten fast ausschliesslich die Stiele weiblicher Inflorescenzen von Marchantia polymorpha. Die mir zur Verfügung stehenden männlichen Objecte waren, offenbar in Folge des schattigen Standortes der Pflanzen, zu weich und zart, um sich mit Erfolg verwenden zu lassen. Doch erzeugten auch sie in einzelnen Fällen Sprossungen.

Kräftige Stiele erwachsener Inflorescenzen wurden von den Pflanzen getrennt, ihrer Blüthenstände beraubt und nun theils unzerlegt, theils in zwei oder mehrere Stücken zerschnitten auf feuchten Sand gelegt. Es verfloss auch bei warmem Wetter stets längere Zeit, ehe Neubildungen sichtbar wurden. Dann aber erschienen dieselben, und zwar fast ausnahmslos an allen Stielen und Stielstücken. Ihr Ort war in der Regel die Basis derselben; sie entstanden entweder dicht über der Schnittfläche oder in geringer Entfernung von derselben. Meist erschienen sie in Ein- oder Zweizahl.

Sie traten aus den Ventralfurchen zunächst als kleine, dunkelgrüne, rundliche Gebilde hervor, die jedoch bald eine Differenz zwischen Ober- und Unterseite erkennen liessen und sich zu normalen Laubsprossen gestalteten (Taf. XII, Fig. 30 u. 32, *s* die Spitze, *b* die Basis der Stücke). Die Orientirung der beiden Seiten derselben war gewöhnlich derart, dass die Oberseite nach der Spitze des Stieles oder nach einer der beiden Längsseiten gerichtet war; der Basis habe ich sie in meinen Versuchen niemals zugewandt gesehen.

Während gerade Stiele oder Stücke derselben die erwähnte Regel bezüglich des Ortes der Sprosse fast ausnahmslos befolgten, kamen an gekrümmten Objecten gelegentlich Abweichungen vor. In diesen Fällen entstanden die Sprosse an der Basis und ausserdem an der Krümmung (Taf. XII, Fig. 31).

Wurden die Stiele mit den Inflorescenzen in Verbindung gelassen, und die Objecte in dieser Form auf feuchten Sand gelegt, so gingen die Sprosse stets aus der Basis hervor (Taf. XII, Fig. 29).

Nachdem der Ort unserer Adventivsprosse festgestellt war, handelte es sich um die Beantwortung der weiteren Frage, ob derselbe durch äussere Einflüsse verändert werden könne. Zu dem Ende wurden erstens ihrer Inflorescenzen beraubte Stiele theils aufrecht, theils verkehrt bis zu geringer Tiefe in feuchten Sand gesteckt; zweitens Stiele mit ihren Inflorescenzen in aufrechter Stellung unter die gleichen Bedingungen gebracht.

Diese Versuche lieferten folgendes Ergebniss. Die verkehrt eingesetzten Stiele erzeugten ihre Sprosse sämmtlich an der nach oben gerichteten Basis, die aufrecht gesteckten dagegen unmittelbar über oder in geringer Entfernung von der Erdoberfläche. Diejenigen Objecte, welche noch ihre Inflorescenzen besassen, bildeten ihre Sprosse an den letztgenannten Orten oder auch in etwas höherer Region. Aus naheliegenden Gründen war die Entwickelung dieser Triebe eine raschere; auch entstanden sie wiederholt in Mehrzahl an einem Object. In den Fig. 26, 27 und 28 auf Taf. XII sind drei solcher Fälle dargestellt. Von ihren Ventralfurchen aus hatten die Stiele Wurzelhaare in den Boden gesandt.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die von der Laubfläche getrennten Stiele, gleichviel ob mit oder ohne Inflorescenz, ihre vegetativen Sprosse an der Basis entstehen lassen, dass man die

Bildung derselben aber durch Herstellung ungleichförmiger Lebensbedingungen auf beliebiger Höhe hervorrufen kann. Der Stiel, ein Organ mit begrenztem Wachsthum, verhält sich sonach wie ein rein vegetatives Organ von gleicher Natur: beide erzeugen ihre Neubildungen an der Basis.

Ob in denjenigen Versuchen, in welchen die Basis der Stiele in den Sand eingesenkt war, an der letzteren zunächst Sprossanlagen entstanden, die aber des Mediums halber nicht zu weiterer Entwickelung gelangten, wurde nicht festgestellt. Aller Wahrscheinlichkeit nach war dies der Fall.

Wie oben erwähnt, waren die mir zu Gebote stehenden Stiele männlicher Inflorescenzen zum Experiment nicht geeignet. Gelangten sie aber zur Regeneration, so bildeten auch sie ihre Sprosse stets an der Basis.

b) Verhalten der Inflorescenzen.

Werfen wir, nachdem wir die Stiele untersucht, nunmehr einen Blick auf die Inflorescenzen selbst.

Wenn der Blüthenstand mit dem Stiel, wie es in einem unserer vorhin besprochenen Versuche geschah, in Verbindung gelassen wird, dann entstehen, so weit meine Erfahrungen reichen, niemals Sprosse an den Inflorescenzen, sondern nur an den Stielen. Anders, wenn man die beiden Theile von einander trennt.

Legt man weibliche Inflorescenzen, deren Stiele dicht an ihren Ansatzstellen abgeschnitten wurden, auf feuchten Sand, so beobachtet man erstens Fälle, in denen neben den Schnittflächen, in welchen die Stiele abgetrennt wurden, Adventivsprosse entstehen; zweitens aber auch solche, in denen die letzteren aus der Unterseite der den Schirm zusammensetzenden Strahlen hervorgehen (Taf. XII, Fig. 25). Und zwar entspringen sie in diesem Falle stets der Unterseite der letzteren, gleichviel, ob die Schirme aufrecht oder verkehrt liegen. Sie treten aus den Furchen hervor, an deren Rande die Archegonien und die sie umhüllenden Organe stehen.

Um den Ort dieser Sprosse genauer zu bestimmen, wurden mehrere Schirme in ihre einzelnen Strahlen zerlegt, und diese auf feuchtem Sande ihrer Entwickelung überlassen. Es vergingen zwei,

drei Monate und selbst noch längere Zeit, ehe Neubildungen auftraten. Endlich aber erschienen dieselben, und zwar stets an denjenigen Orten, welche vorhin angegeben wurden; sie entsprangen entweder in unmittelbarer Nähe der Basis oder in geringer Entfernung von derselben (Taf. XII, Fig. 24).

Es blieb nun noch die Frage zu beantworten, ob auch der äussere, jenseits der Region der Geschlechtsorgane liegende Theil der Strahlen im Stande sei, Sprosse zu erzeugen. Um diesen Punkt zu entscheiden, wurden die betreffenden Theile der Strahlen abgeschnitten und in gewohnter Art behandelt. Und um ferner gleich über eine etwa mögliche Bedeutung der Schnittwunde klar zu werden, wurde einem Theile der Stücke durch Querschnitte auch die äusserste Spitze entfernt, so dass diese Objecte sowohl an der Spitze als an der Basis durch Schnittwunden begrenzt waren. — Es ergab sich, dass an allen diesen Objecten die Neubildungen an der Basis entstanden. Sie bildeten sich in der Ventralfurche und traten aus dieser entweder an der Schnittfläche oder etwas oberhalb der letzteren hervor. In diesem Falle unterbrachen sie die die Furche nach unten abschliessende dünne Gewebeschicht (Taf. XII, Fig. 22 u. 23). Eine Abweichung von dieser Regel wurde niemals beobachtet.

Also auch die Inflorescenz-Strahlen und Stücke derselben bewahrheiten unsere oft gemachte Erfahrung, dass Organe mit begrenztem Wachsthum ihre Neubildungen an der Basis hervorbringen.

Es lehren diese Versuche ferner, dass auch diejenigen Theile unserer Pflanze, welche die Sexualorgane erzeugen, und deren Differenzirung selbst schon so weit geht, wie die der Strahlen, noch die Fähigkeit besitzen, auf das rein vegetative Stadium zurückzuschlagen.[1]) Offenbar ist jede vegetative Zelle, mag sie sonst bei der Arbeitstheilung am Organismus eine Funktion und dem entsprechend eine Ausbildung erhalten haben, welche sie wolle, noch im Stande, den ganzen Organismus aus sich hervorzubringen. Bedingung ist nur,

1) Hier sei auch an das Vorkommen ähnlicher Verhältnisse bei den Phanerogamen erinnert. Aus den Früchten von Opuntia kann man leicht vegetative Sprossungen hervorlocken; ja, es gelang mir sogar, in der Cultur Mittelbildungen zwischen vegetativen und Blüthensprossen zu erhalten. (S. Organbildung im Pflanzenreich, I. Bonn 1878, S. 110 ff.)

dass ein Theil, welcher diese Leistung vollziehen soll, vom Mutter-Organismus getrennt werde. Im Zusammenhang mit diesem funktionirt er für denselben; erst getrennt davon schlägt er die eigenen neuen Entwickelungsbahnen ein. Das Weitere hierüber habe ich früher an anderen Orten ausgeführt.

Zu den letztbesprochenen Versuchen ist jedoch zu bemerken, dass sie mit Inflorescenzen angestellt wurden, deren Archegonien keine Befruchtung erfahren hatten. Ob nach stattgehabter Befruchtung die zum Versuch benutzten Objecte ein anderes Verhalten zeigen, habe ich nicht festgestellt. Die an dem Sporogonium der Laubmoose gemachten Erfahrungen lassen eine derartige Annahme jedoch sehr unwahrscheinlich erscheinen.

C. Ueber einige Bemühungen um das Verständniss der inneren Ursachen.

Durch die bisher geführte Untersuchung ist dargethan worden, dass der Ort der Neubildungen bei der Regeneration rein vegetativer Theile sowohl als der Inflorescenzen unserer Pflanzen im Wesentlichen durch innere Ursachen bestimmt wird. Wir wollen nun versuchen, die letzteren dem Verständniss etwas näher zu bringen.

Seit alter Zeit hat man die in Folge äusserer Eingriffe entstehenden Neubildungen als Folge der Hemmungen betrachtet, welche der normalen Bewegung der plastischen Substanzen durch jene Eingriffe bereitet worden. Auf unseren Gegenstand angewandt, würde dieser Gedanke etwa folgenden Ausdruck erhalten. Während der Vegetationsperiode strömen die in der Laubfläche erzeugten plastischen Stoffe vorwiegend dem Vegetationspunkte an der Spitze zu. An diesem Orte werden die Stoffe beständig verbraucht; in Folge dessen entstehen immer neue Gleichgewichtsstörungen in der chemischen Zusammensetzung der Stoffe, deren Ausgleich eine stete Zufuhr neuer Substanz bedingt. — Wird nun dieser Strom vermittelst eines Querschnittes durch den Thallus unterbrochen, so häuft sich die Substanz an der Schnittfläche des bleibenden Theiles, und bewirkt hier die Entstehung neuer Vegetationspunkte. Trennt man ein Organ, das keinen Vegetationspunkt besitzt, wie einen Brutbecher oder einen Inflorescenz-Stiel oder -Strahl, von der Pflanze,

so sammelt sich die Substanz an der Basis, und ruft dort die Neubildungen hervor.

Dies die Vorstellungen, die, mannigfach variirend, in älterer und neuerer Literatur häufig wiederkehren.

Wie die nähere Erwägung ergiebt, lässt der angedeutete Gedankengang jedoch, zumal in Anbetracht der höheren Pflanzen, eine Lücke offen. Um diese auszufüllen, griff man zu der Annahme specifischer Substanzen. So stellte sich schon Mohl[1]) vor, die Pflanze erzeuge zwei specifisch verschiedene Säfte, einen, der zur Wurzel abwärts steige und das Wachsthum derselben bedinge, und einen, der nach oben wandere und die Entwickelung der Zweige hervorrufe. Eine ähnliche Erklärung gab in neuerer Zeit Sachs[2]). Auch er stellt sich vor, dass in den Blättern specifische spross- und wurzelbildende Substanzen gebildet werden, welche nach den verschiedenen Orten in der Pflanze strömen, und dort die entsprechenden Neubildungen hervorrufen. Werden diese Ströme durch Schnitte unterbrochen, so sammeln sich die specifischen Substanzen an den Schnittflächen, und rufen dort je nach Umständen Spross- oder Wurzelbildung oder beides hervor.

Dass der Durchführung dieser Anschauung mancherlei Schwierigkeiten im Wege stehen, habe ich schon früher gezeigt[3]). Es ist auch heute noch meine Ueberzeugung, dass sie die Thatsachen in ausreichender Weise zu erklären nicht im Stande ist.

Die Schnittfläche stellt nicht blos eine Stromhemmung dar, wie es nach dieser Ansicht der Fall sein soll. Sie selbst, ihre specifische Natur, bestimmt den Charakter der an ihr entstehenden Neubildungen. Dass an einem Wurzelstück an der Spitze neue Wurzeln, an der Basis Sprosse erzeugt werden, hängt von der Verschiedenheit der Schnittflächen ab; hierin liegt der entscheidende Umstand.

Dass dem so sein müsse, schloss ich schon vor langer Zeit aus der Regeneration der Würmer, besonders der Naiden. Einer Nais kann man Kopf- und Schwanzende nehmen, und sie reprodu-

---

1) Linnaea, XI. Bd. Halle 1837, S. 487 ff.

2) J. Sachs. Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II, S. 470.

3) Botan. Zeitung 1880, S. 613 ff.

cirt beides[1]). Hier deutet Alles darauf hin, dass die Natur der Schnittfläche den Charakter der Neubildung bestimmt.

So einleuchtend mir der Gedanke aber auch war, eine allgemeine Ausdehnung desselben auf das Pflanzenreich und eine consequente Durchführung der Anschauung glaubte ich nicht wagen zu dürfen. Die Bedenken, welche mich davon abhielten, waren sehr verschiedener Art.

Da erschienen im vorigen Jahre Pflüger's[2]) bahnbrechende Arbeiten über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und im Anschluss daran seine Anschauungen über das Wesen der Zeugung, die meine Bedenken mit einem Schlage beseitigten. Ich glaube nichts Besseres thun zu können, als Pflüger's Auffassung vom Wesen der Regeneration einfach zu adoptiren und den pflanzlichen Verhältnissen in geeigneter Weise anzupassen.

Hören wir zunächst Pflüger[3]) selbst.

„Am meisten Licht verbreitet die Wiederbildung verlorener Gliedmaassen. Wir schneiden dem Salamander einen Finger ab, es wächst ein neuer Finger; wir entfernen die Hand, ja den ganzen Arm oder das Bein oder den Unterkiefer oder die Kieme, es entstehen aufs Neue Hand und Arm und Bein und Unterkiefer und Kieme. Noch merkwürdiger ist die Wiedererzeugung des Schwanzes, der doch ein Stück des Rückenmarkes enthält. Sogar das Auge bildet sich nach Blumenbach aufs Neue mit Hornhaut, Linse etc. im Laufe eines Jahres.“

„Wenn immer gerade das ersetzt wird, was verloren ging, so ist es klar, dass das wieder neu erzeugte Glied nicht aus einem praeexistirenden Keim des Gliedes entstand. Die Wundfläche des Armstumpfs hat Nährmaterial angezogen und die Moleküle desselben organisirt zu einem Arme. Die ordnende Kraft ist aber eine Molekularkraft, die von der lebendigen Substanz des Stumpfes aus

1) Vergl. die ältere Literatur hierüber in meiner Schrift: Ueber Organbildung im Pflanzenreich. I, S. 236.

2) E. Pflüger. Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Archiv f. d. ges. Physiologie der Menschen und der Thiere. Bd. XXXII, Bonn 1883.

3) l. c. S. 65 des Separat-Abdruckes.

nicht in die Ferne wirken kann, sondern nur dadurch, dass sie die in die Activitätssphäre ihrer Moleküle gerathenden Nährmoleküle anzieht, an bestimmte Orte treibt und so gleichsam eine neue lebendige Schicht auf sich niederschlägt. Wie nun diese neue Schicht organisirt ist, hängt offenbar von dem Gesetz der Organisation, d. h. von der Molekularanordnung und dem chemischen Zustande in der Oberfläche ab, auf welche sich jene neue Schicht absetzte. Es ist der Zustand dieser Schicht mit einem Worte die mathematisch nothwendige Folge des Zustandes jener älteren regenerirenden Schicht. Weil aber bei der embryonalen Entwickelung diese letztere Schicht auch schon da war, ehe die heute neu erzeugte entstand, so musste diese damals genau so entstehen, wie sie jetzt zum zweiten Mal entstand. So baut sich Schicht auf Schicht, die jüngere stets das Kind der Eltern, bis das Organ wieder ersetzt ist. Der Grund der Wiederersetzung liegt also darin, dass die wunde Fläche des Armstumpfes so arbeitet, wie sie es immer thut, auf die Moleküle der an sie grenzenden Schicht richtend, ordnend, organisatorisch wirkend, weshalb jedes Nährstofftheilchen, das in den Bereich derselben geräth, sofort sich einfügt dem von ihm vorgeschriebenen Gesetz. Es ist selbstverständlich, dass meine Ansicht nur principiell aufzufassen ist, weil ja der sich regenerirende Arm nicht so entsteht, dass, während die Hand noch nicht zu sehen ist, etwa der Vorderarm schon fix und fertig wäre. Denn auf der Wundfläche des Armstumpfs entsteht erst ein Blastemkegel, wobei ich mir denke, dass, lange ehe jene erste neue Schicht fertig ist, sie schon auf die folgende und so fort wirkt, so dass gleichsam alle Schichten fast gleichzeitig entstehen und nur die einen dem definitiven Zustande näher sind als die anderen.“

„Weil also die oberflächlichste Lage der in der Wundfläche liegenden lebendigen Moleküle, eine fast unwägbare, kleine Menge von Substanz, das ganze Glied mit mathematischer Nothwendigkeit erzeugt, sehr analog wie ein Schneeflöckchen eine Lawine bildet, und weil dies für alle Glieder gilt, so ist nicht schwer, sich zu denken, dass von einer sehr viel kleineren Oberfläche, etwa einem Ellipsoide aus sich der ganze Rumpf und Kopf erzeugen kann, wenn der Oberfläche hinreichendes Nährmaterial zugeführt wird.“

Soweit Pflüger[1]).

Versuchen wir nun, uns im Anschluss an das eben Mitgetheilte ein Bild der pflanzlichen Regenerations-Erscheinung zu entwerfen.

---

1) Auf die allgemeine Theorie der Zeugung, welche Pflüger am genannten Orte entwickelt hat, gehe ich hier nicht ein. Sollte seine Hypothese über die Natur der Vererbung durch weitere Thatsachen gestützt werden, so würden jetzt vorhandene grosse Schwierigkeiten wegfallen. Wir würden, um nur ein uns nahe liegendes Beispiel zu nennen, vielleicht im Stande sein, die auf dem molekularen Bau beruhende Polarität der Pflanzenorgane als eine Function der Schwerkraft aufzufassen. Denkt man sich die erste Anordnung der Molekeln der befruchteten Eizelle durch die Wirkung dieser Kraft bestimmt, so würde, da alles weitere Wachsthum des Körpers von den ersten Entwickelungsstadien abhängt, sich eine Vorstellung gewinnen lassen, welche den inneren Gegensatz wenigstens theilweise erklärt. Ohne diesen Gedanken weiter zu verfolgen, sei hier jedoch folgendes Thatsächliche bemerkt.

Zunächst hat Leitgeb (Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. LXXVII, März 1878, S. 6 des Sep.-Abd.) für Marsilia gezeigt, dass die Schwerkraft zwar einen Einfluss auf die Gestaltung des Embryo hat, dass der letztere sich aber auch dann entwickelt, wenn man die einseitige Wirkung jener Kraft ausschliesst. Unter normalen Verhältnissen erhält die erste Theilungswand horizontale Lage, und nimmt die Archegonaxe in sich auf; die untere Hälfte liefert Fuss und Wurzel, die obere den Stengel. Dreht man den Körper aber am Klinostat um seine Axe, so entwickelt er sich auch; die Archegonaxe fällt auch jetzt mit der ersten Wand zusammen. Stengel und Wurzel sind jetzt aber verschieden orientirt.

Ich selbst wies nach (Bewegungen der Blüthen und Früchte, Bonn 1882, S. 112 ff.), dass der Embryo von Papaver Rhoeas sich sowohl in aufrechter als verkehrter Lage entwickeln kann, und dass er im einen wie im anderen Falle normale Pflanzen liefert.

Im Frühjahr und Sommer 1883 stellte ich im Anschluss an die eben genannten weitere Versuche an. Es wurde eine dikotyle Pflanze mit anatroper Samenknospe gewählt, deren Mikropyle nach oben gerichtet ist; die Entwickelung des Embryo erfolgt unter normalen Verhältnissen in vertical-verkehrter Richtung. Die erste Längswand, welche in der Embryokugel auftritt, steht senkrecht auf der die Kugel vom Embryoträger abgrenzenden Querwand, und fällt somit in unserem Falle in die Richtung des Erdradius. Ein solches Object setzte ich am Klinostat bei horizontal gelegter Axe der Drehung aus, und zwar liess ich nicht nur die Blüthen, sondern auch die sie tragenden Zweige während der Bewegung sich entwickeln. Dann wurde die Bestäubung vorgenommen, und nun die ganze Samenreife am Apparat vollendet. Von Zeit zu Zeit während des Versuches vorgenommene Untersuchung einzelner Samenknospen ergab, dass die Entwickelungsvorgänge, soweit sichtbar, in normaler Weise verliefen. — Im Frühling 1884 wurden die im Vorjahre geernteten Samen ausgesäet, und sorgfältig gepflegt. Die unter den abnormen Verhältnissen gebildeten Embryonen wuchsen nun zu normal gestalteten Pflanzen heran.

Geht man von der immer mehr Geltung gewinnenden Ansicht aus, neben dem sichtbar beweglichen einen relativ festen als eigentlich gestaltbedingenden Theil des Plasmas anzunehmen, ein Plasma-Gerüst[1]), das sich von Zelle zu Zelle durch die Tüpfelkanäle hin fortsetzt und somit einen einheitlichen Körper in der ganzen Pflanze darstellt, so lässt sich eine Vorstellung gewinnen, unter der man sich die uns beschäftigenden Erscheinungen zurechtlegen kann.

Man kann sich das Plasma-Gerüst aus Molekeln aufgebaut denken, welche gleichsinnig „polarisirt" sind, und je nach dem Bau des Organes ein- oder zweiseitig offene Ketten im Sinne der Chemiker darstellen. Ein Organ mit einseitig unbegrenztem Wachsthum, wie die Laubfläche unserer Lebermoose, besteht somit aus Molekelreihen, deren einzelne Glieder im Allgemeinen der Längsaxe des Organes parallel polarisirt sind, und deren offene Enden sich im Vegetationspunkte befinden. Hier besitzen die Ketten ihre freien Affinitäten, die durch stets neu anschliessende Molekeln gesättigt werden. Ein Organ, das an zwei Enden, an Scheitel und Basis, unbegrenzt wächst, ist aus Ketten zusammengesetzt, welche an beiden Enden offen sind, am Scheitel und an der Basis freie Affinitäten haben. Ein Gebilde mit begrenztem Wachsthum endlich, wie das Blatt einer höheren Pflanze, die Inflorescenzen und Brutbecherwände unserer Lebermoose, denken wir uns aufgebaut aus Molekelreihen, die an ihren nach der Peripherie gerichteten Enden sämmtlich geschlossen sind[2]).

Die Versuche von Leitgeb, sowie die eben beschriebenen deuten darauf hin, dass der Einfluss der Schwerkraft für die Entwickelung der pflanzlichen Embryonen kein nothwendiger ist. Hebt man ihn auf, so geht die Gestaltung des Embryo aus inneren Ursachen von Statten. Näheres darüber bei anderer Gelegenheit.

1) Diese Anschauung ist in neuester Zeit am eingehendsten von Nägeli entwickelt worden. (Vergl. seine Idioplasma-Theorie in: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884, S. 21 ff.) Da meine Vorstellungen sich an die Pflüger'schen anlehnen, so habe ich nur diese im Text specieller hervorgehoben. Es bedarf jedoch wohl kaum des Hinweises, dass man den Micellen eine ähnliche Struktur beilegen kann, wie wir sie für die Molekeln voraussetzen.

2) Zu den im Obigen entwickelten Vorstellungen bietet die theoretische Chemie mancherlei Anhaltspunkte. Besonders die viel studirte Gruppe der aromatischen Körper weist Glieder auf, deren Construction unserer Voraussetzung von ein- und

In einem ungestört wachsenden Körper stehen seine sämmtlichen Theile in einem gewissen Gleichgewichts-Verhältniss, das sich äusserlich als Symmetrie darstellt. Wird dieses Gleichgewicht durch äussere Eingriffe gestört, so sucht der Körper dasselbe wieder herzustellen. Wie der zerbrochene Krystall, wenn in seine Mutterlauge gelegt, sich ergänzt, so sucht auch der im Wachsthum unterbrochene lebendige Körper die ihm angethane Verletzung wieder auszugleichen. Und zwar sind die Ursachen der Ergänzung im einen wie im anderen Falle lediglich in der gestörten Anordnung der kleinsten Theile zu suchen, welche durch die Eingriffe herbeigeführt wurde.

Die Art und Weise aber, in welcher der Körper oder ein Theil desselben auf den Eingriff antwortet, hängt von dem Bau des Plasmas an dem Orte ab, an welchem die Störung stattfand.

Wird ein Organ mit einseitig unbegrenztem Wachsthum, wie die Laubfläche der Lunularia durch einen Querschnitt in ein vorderes und hinteres Stück zerlegt, so findet nur am apicalen Ende des letzteren Neubildung statt. An diesem Orte sind in Folge der Operation Affinitäten frei geworden, während die basale Schnittfläche des vorderen Stückes durch die geschlossenen Enden der Molekeln begrenzt wird[1]).

Schneiden wir aus einem Gebilde mit zweiseitig unbegrenztem Wachsthum, einem Stengel oder einer Wurzel, ein Stück heraus, so werden an beiden Enden Molekelpole mit ungesättigten Affinitäten blossgelegt, und es findet nun an beiden Orten Ergänzung statt.

Hiernach begreift man, warum auch das kleinste Stück eines Zweiges oder einer Wurzel, einem Magneten vergleichbar, zwei Pole besitzt. Wie wir uns den Magneten aus kleinsten Theilmagneten zusammengesetzt vorstellen, so kann man sich auch den Pflanzen-

---

zweiseitig unbegrenztem Wachsthum recht wohl entsprechen. Man denke nur an den Aufbau mancher Körper aus Ketten von Benzolkernen, die durch beliebige Elemente verankert sind. Einzelne solcher Ketten lassen sich theoretisch beliebig weit verlängern.

1) Um Missverständnisse zu vermeiden, sei hier eine Bemerkung beigefügt. Beim Durchschneiden der Molekelreihen werden selbstverständlich an beiden Schnittflächen Affinitäten frei, die aus vorhandenem Nährmaterial gesättigt werden. Ich stelle mir nun die Molekeln so gebaut vor, dass der eine Pol mit der Sättigung seiner freien Affinitäten einfach geschlossen wird, während der andere seine freien Verwandtschaften mit Molekeln sättigt, die selbst wieder offen sind.

spross aus Plasma-Molekeln aufgebaut denken, deren jedes gewissermaassen ein Spross- und Wurzelende besitzt.

Führt man das gleiche Experiment endlich an einem Organ mit begrenztem Wachsthum, wie dem Inflorescenz-Stiel oder -Strahl unserer Lebermoose, aus, so erfolgt nur an der Basis Neubildung, weil nur hier freie Affinitäten vorhanden sind.

Nach dieser Vorstellung sind also nicht specifische Nährstoffe erforderlich, um die verschiedenen Organe zu erzeugen, sondern es ist die Structur des vorhandenen Plasma-Gerüstes, welches den Ort und die Natur eines Organes bedingt. Eine und dieselbe Eiweiss-Molekel kann an jedem Orte zum Aufbau jedes Organs verwendet werden; sie wird aber gestaltet werden, und eine verschiedene Lagerung ihrer Bestandtheile erfahren je nach der Beschaffenheit derjenigen Molekeln des festen Gerüstes, in deren Wirkungssphäre sie gelangt.

Mit dieser Andeutung der Vorstellungen, welche sich mir bei Betrachtung der Wachsthums- und speciell der Regenerations-Vorgänge geradezu aufgedrängt haben, können wir uns hier um so mehr begnügen, als dieselben nicht mit dem Anspruch auftreten, eine Hypothese sein zu wollen. Sie mögen lediglich als ein Bild dienen, unter welchem man sich die uns beschäftigenden Vorgänge versinnlichen kann.

Will man Vorstellungen, wie die hier angedeuteten, nicht gelten lassen, so wird man kaum umhin können, zu dynamischen Einflüssen seine Zuflucht zu nehmen. Damit aber begiebt man sich auf ein Gebiet, das ungleich hypothetischer ist, als das hier betretene.

Kehren wir nunmehr zum Thatsächlichen zurück.

Nachdem wir oben experimentell die Bedeutung und Wirkungsweise der inneren Ursachen nachgewiesen haben, entsteht die weitere Frage, ob es nicht gelingen dürfte, die letzteren zu zergliedern, und ganz oder theilweise als die Function bekannter Factoren darzulegen. Hier bieten sich verschiedene Möglichkeiten dar.

Man könnte sich zunächst vorstellen, dass die fraglichen Ursachen eine Prädisposition seien, welche die Organe während ihres Wachsthums durch den Einfluss äusserer Kräfte, etwa der Schwere, empfangen haben. Allein diese Annahme lässt sich leicht als un-

haltbar erweisen. Unsere Lunularia besitzt die Fähigkeit, in sehr verschiedener Richtung zu wachsen, bald flach auf horizontalem Boden, bald an geneigter oder senkrechter Wand aufwärts, wagerecht oder selbst vertical-abwärts. Nimmt man nun Stücke von solchen in ganz verschiedenen Richtungen gewachsenen Laubflächen, so zeigt sich, dass die Regeneration derselben stets an den gleichen Orten vor sich geht. Damit ist die Annahme einer Prädisposition im obigen Sinne zurückgewiesen.

Allein es eröffnet sich noch ein anderer Weg.

Lunularia vulgaris vermehrt sich bekanntlich bei uns nur auf vegetativem Wege, durch die gewöhnliche Sprossung und durch Brutknospenbildung. Aehnlich verfahren die verwandten Arten, doch kommt bei ihnen ausserdem noch geschlechtliche Fortpflanzung vor.

Jede Brutknospe stellt den Ausgangspunkt einer neuen individuellen Entwickelung dar. Auf sie richtete sich daher um so mehr der Blick, als sich ihre ganze Bildung bis auf das erste Element zurück verfolgen lässt.

Seit den Untersuchungen Mirbel's[1]) und deren Bestätigung und Erweiterung durch Pfeffer[2]) ist bekannt, dass die Brutknospen zwar bilateral, aber nicht dorsiventral gebaut sind, dass die beiden Eigenschaften aber den aus ihnen entstehenden Thalluslappen zukommen. Und zwar ist es das Licht, welches die Orientirung der beiden Seiten der letzteren bedingt: die beleuchtete wird zur Ober-, die beschattete zur Unterseite. Nun haben wir aber gezeigt, dass die Adventivsprosse bei der Regeneration stets auf der Unterseite der Laubfläche entstehen. Da die letztere aber durch das Licht bestimmt wird, so lässt sich auch sagen: es ist indirect das Licht, welches den Ort der Neubildungen auf der Unterseite unserer Stücke bestimmt.

Nach Erledigung dieses Punktes drängt sich die weitere Frage auf: könnte es nicht gelingen, auch die Thatsache, dass die Neubildungen an den Spitzen der Thallusstücke entstehen, in ähnlicher

---

1) Mirbel. Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha, Paris 1835, p. 353 ff.

2) W. Pfeffer. Studien über Symmetrie und specifische Wachsthumsursachen. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, I, S. 77 ff.

Art auf einen äusseren Factor zurückzuführen? Untersuchungen, welche in dieser Beziehung als Fingerzeig hätten dienen können, lagen für die Brutknospen nicht vor, und es waren daher eigene Bemühungen nothwendig. Zu diesen regten ausserdem noch in besonderer Weise die gerade während der Ausführung unserer Arbeit erscheinenden, oben erwähnten Untersuchungen Pflüger's über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen an. Derselbe zeigte, dass die erste Wand, welche im befruchteten Froschei auftritt, und von deren Richtung alle weiteren Theilungen abhängig sind, durch die Schwerkraft bestimmt wird; sie fällt stets in die Richtung des Erdradius. In seinen theoretischen Erörterungen gelangte Pflüger zu der Anschauung, dass die die Gestaltung des Froscheies bedingenden Molekeln polarisirt und in Reihen angeordnet seien, und dass die Schwerkraft bestimme, welche dieser Reihen die für den weiteren Entwickelungsprocess maassgebenden werden sollen [1]).

Eine nähere Erwägung legte die Vermuthung nahe, dass die Schwerkraft auch auf den Theilungsprocess in den Brutknospenanlagen unserer Lebermoose von Einfluss sei, und dass sich die oben aufgeworfene Frage vielleicht in diesem Sinne lösen lasse.

Die Brutknospen der Marchantieen gehören zweifellos zu den eigenthümlichsten derartigen Gebilden, die das ganze Pflanzenreich aufweist. Sie bieten das Beispiel eines Körpers dar, welcher aus zwei entgegengesetzten symmetrischen Hälften besteht, deren jede einen gleichnamigen Vegetationspunkt mit unbegrenztem Wachsthum führt. Wie die weitere Entwickelung lehrt, stellt die Brutknospe eigentlich ein Compositum von zwei Individuen dar; denn das Verbindungsstück geht früh zu Grunde, und die beiden Thalluslappen entwickeln sich dann als unabhängige Organismen weiter. Die Brutknospe ist sonach ein normal auf vegetativem Wege entstehender Zwilling, der sich aber später in zwei getrennte Individuen auflöst.

Der leichteren Verständlichkeit halber dürfte zunächst eine Bemerkung über einige Bezeichnungen Platz finden, welche in der im Nachfolgenden gegebenen Behandlung der Brutknospen Anwendung erhalten. Die Linie *a b*, Fig. 4 auf Taf. XIV, welche die beiden

1) l. c. S. 63.

Vegetationspunkte mit einander verbindet, soll als die grosse, die zu ihr senkrechte *cd* als mittlere, die diese beiden in ihrem Durchschnittspunkte senkrecht schneidende *ef*, Fig. 5, als kleine Axe des Körpers bezeichnet werden. Wir wollen ferner die Ebene, welche mit den Linien *ab* und *cd* zusammenfällt, als grosse, die durch *ab* und *ef* gelegte als mittlere, und die durch *cd* und *ef* gebildete endlich als kleine Durchschnittsebene unterscheiden Jede dieser drei Ebenen theilt den Körper in zwei symmetrische Hälften, und es müssen somit die Elemente, aus denen er aufgebaut ist, eine dem entsprechende Anordnung besitzen.

Die Entwickelung der Brutknospen von Lunularia und Marchantia ist wiederholt Gegenstand der Beobachtung gewesen. Sie bildete eines der Beispiele, an welche Nägeli[1]) seine ersten klassischen Untersuchungen über Zelltheilungen knüpfte; später wurde sie von Sachs[2]) und von Leitgeb[3]) und in jüngster Zeit noch einmal von Sachs[4]) dargestellt. Da eine genaue Kenntniss der Gestaltungsvorgänge des Körpers für meinen Zweck unerlässlich war, so unterwarf ich dieselben einer eigenen Untersuchung, deren Ergebnisse in den Fig. 8—26 auf Taf. XIII und 1—5 auf Taf. XIV niedergelegt sind. Diesen Abbildungen sollen hier nur wenige Bemerkungen beigefügt werden.

Die Entwickelung des Körpers in der Fläche, in der Richtung der grossen Durchschnittsebene erhellt aus den Figuren 8—20 auf Taf. XIII. Ein Element des Bechergrundes wächst zur Papille heran, die sich durch eine Querwand in eine untere und obere Zelle theilt. Die letztere zerfällt durch zwei weitere Querwände in drei Glieder, deren beide oberen bestimmt sind, den Körper der Brutknospe zu bilden, während die untere den keine weiteren Theilungen erfahrenden Träger darstellt. Nachdem das Gebilde eine erhebliche Umfangzunahme besonders in der mittleren der drei Fadenzellen erfahren hat, erfolgt in der letzteren die Bildung der ersten Flächenwand, an die sich

1) C. Nägeli. Wachstbumsgeschichte der Laub- und Lebermoose. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik. 2. Heft. Zürich 1845, S. 150.

2) J. Sachs. Lehrbuch der Botanik. 1. Aufl., S. 276 u. in allen folgenden.

3) H. Leitgeb. Untersuchungen über die Lebermoose, VI. Heft, Graz 1881, S. 104.

4) J. Sachs. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, Leipzig 1882, S. 583

im normalen Falle alsbald eine weitere gleichsinnige in dem oberen Element schliesst. Durch diese beiden Wände wird die kleine Durchschnittsebene und damit die ganze fernere Gestaltung des Körpers bestimmt.

Die weitere Folge der Wände zeigen die Figuren 13, 14, 17 u. 19. Neben den in ihnen dargestellten normalen Verhältnissen kommen jedoch mancherlei Abweichungen vor, von denen in Fig. 15, 16 u. 18 drei Fälle abgebildet sind. Ausser diesen wurden noch weitere derartige Vorkommnisse beobachtet. Die Entstehung und den Ort der beiden Vegetationspunkte lehrt Fig. 20, zu der nur zu bemerken ist, dass die beiden von der grossen Durchschnittsebene getrennten Hälften des Körpers bald annähernd gleich, bald ungleich entwickelt sind. Sehr häufig ist die obere Hälfte etwas grösser, als die untere.

Wie die Knospe sich parallel zur mittleren Durchschnittsebene gestaltet, lehren die Figuren 22—26 auf Taf. XIII und 1, 2 und 3 auf Taf. XIV. Fig. 21 auf Taf. XIII stellt die Seitenansicht eines Körpers dar, der etwa das in Fig. 17 abgebildete Entwickelungsstadium erreicht hat. Fig. 4 auf Taf. XIV endlich giebt den Umriss einer fertigen Brutknospe von der Fläche gesehen, und Fig. 5 den Durchschnitt einer anderen parallel zur mittleren Durchschnittsebene (der Schnitt ist über den Vegetationspunkten geführt).

Nehmen wir nun unsere oben unterbrochene Betrachtung wieder auf. Wie vorhin erwähnt, wird durch die erste Flächenwand die ganze weitere Gestaltung des Körpers, vor Allem die Lage der Vegetationspunkte und damit die Wachsthumsrichtung der Thalluslappen bedingt. Könnte man nun den Nachweis führen, dass die Richtung jener Wand durch einen äusseren Factor, und zwar die Schwerkraft, bestimmt würde, so wäre ein wichtiger Schritt in der Kenntniss der gestaltbedingenden Ursachen gethan. Das Spitzenwachsthum und damit auch der Modus der Regeneration wären dann eine Funktion der Schwerkraft.

Unverkennbar hat dieser Gedanke viel Bestechendes. Man erwäge, dass die in dem Brutbecher einer horizontal wachsenden Laubfläche sich entwickelnden Knospen eine solche Stellung einnehmen, dass die fragliche Wand mit der Richtung des Erdradius zusammenfällt; und bedenke ferner, dass, gleichviel in welche Lage man auch die junge Knospenanlage bringen mag, doch stets das

gleiche Verhältniss zwischen Wand und Erdradius herbeigeführt werden kann. —

Die eben gemachte Annahme lässt sich sicher und unschwer als richtig oder unrichtig erweisen.

Zunächst ist festzustellen, ob die erste Flächenwand eine bestimmte Orientirung zur Längsaxe des mütterlichen Thallus besitzt. Nägeli[1]) nimmt an, sie könne jede beliebige Richtung haben. Entfernt man jedoch vorsichtig die äusseren von ihren Stielen abgelösten Brutknospen eines Bechers, so gewahrt man in der Regel, dass die folgenden mit ihrer grossen Axe der Becherwand parallel, also etwa senkrecht zur Längsaxe der Laubfläche gerichtet sind. Die weitere Untersuchung ergiebt, dass diese Lage durch die Entwickelung und nicht etwa durch eine nachträgliche Verschiebung hervorgerufen wird. Legt man nämlich durch geeignet geführte Schnitte den Grund des Bechers bloss, so erhält man ein Bild wie das in Fig. 7 auf Taf. XIII dargestellte. Die Knospen haben auch hier, wo sie sich noch nicht berühren, die gleiche Lage, welche sie später einnehmen, und zwar gilt dies auch für die jüngsten Zustände, in welchen eben die ersten Flächenwände aufgetreten sind. Es ist die grosse Axe der jungen Knospen entweder genau senkrecht zur Längsaxe der Laubfläche oder dazu etwas geneigt gerichtet. Gelegentlich kommen auch mehr oder weniger weitgehende Ausnahmen, ja selbst solche vor, in denen sie senkrecht zur Becherwand orientirt ist; alle diese Fälle können jedoch die vorhin angegebene allgemeine Regel nicht umstossen. Vielmehr bewahrheitete sich dieselbe stets, so viele Becher auch untersucht wurden.

Mit dieser Thatsache war nun ein einfaches Mittel gegeben, die Richtigkeit der oben gemachten Annahme zu prüfen. Es müssen nämlich die grossen Axen der Brutknospen solcher Laubflächen, welche einer verticalen Wand angeschmiegt in horizontaler Richtung gewachsen sind, der Längsaxe des Thallus parallel gerichtet sein, also senkrecht auf der Becherwand stehen. Die Untersuchung ergiebt aber, dass dies nicht zutrifft, dass vielmehr auch in diesen Fällen die Knospen senkrecht zur Längsaxe des mütterlichen Trägers orientirt sind.

---

1) l. c. S. 151 unten und S. 152 oben.

Also nicht die Schwerkraft ist es, welche die Richtung der ersten Flächenwand und damit die weitere Gestaltung der Brutknospe bedingt. Unsere Hoffnung, auf vegetativem Gebiete ein Seitenstück zu den im Froschei stattfindenden Verhältnissen zu finden, hat sich nicht erfüllt. Die Ursachen, welche in unseren Fällen wirken, sind offenbar innere, mit der Struktur des Thallus gegebene.

Bei der ersten Betrachtung der Brutknospen-Anordnung im Brutbecher schien es mir, es könne dieselbe durch mechanische Momente bedingt werden. Die Zahl der Brutknospen, welche bei der angegebenen Lagerung im Becher Platz hat, ist offenbar ein Maximum, und in diesem Umstande könne der bestimmende Grund liegen. Allein die Thatsache, dass die ersten entscheidenden Gestaltungsvorgänge sich zu einer Zeit vollziehen, in der keinerlei äusserer Druck auf die Knospenanlagen stattfindet, wies die fragliche Ansicht zurück. Wollte man dieselbe, wenn auch in gänzlich veränderter Form, dennoch aufrecht erhalten, so sähe man sich genöthigt, jene Anordnung als eine ihrer Nützlichkeit halber erworbene Anpassungserscheinung zu betrachten. Eine derartige Annahme dürfte aber in diesem Falle so künstlich und gesucht erscheinen, dass man besser thut, von ihr abzusehen.

Wie dem jedoch auch sein möge, jedenfalls haben die Ursachen, welche die Wachsthumsrichtung unserer Brutknospen bedingen, ihren Sitz in der Struktur des mütterlichen Trägers. Sachs[1]) hat wiederholt darauf hingewiesen, dass im Allgemeinen die Tochter-Individuen der Anlage nach in ihrer Wachsthumsrichtung von der des Mutter-Organismus abweichen. Für diese Regel liefern unsere Brutknospen einen neuen Beleg, dessen Erklärung wahrscheinlich gegeben sein würde, wenn es gelänge, der Ursache jener allgemeinen Regel auf die Spur zu kommen.

Welcher Art aber mögen nun die Vorgänge sein, welche sich in der jungen Brutknospen-Anlage abspielen? Darüber giebt es wieder nur Vermuthungen.

Vor dem Auftreten der ersten Flächenwand hat die junge Anlage, von oben betrachtet, kreisförmigen Umriss; erst später wird

1) Sachs. Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., S. 192 u. a. a. O.

der letztere elliptisch. Wollen wir nun das oben entworfene Bild von der Struktur des Thallus weiter ausmalen, so müssen wir annehmen, dass die Sonderung des activen Plasmas der Anlage in Reihen gleichsinnig polarisirter Molekeln mindestens schon kurz vor der Bildung der ersten Flächenwand begann; dass die Molekel-Reihen auf beiden Seiten der letzteren etwa senkrecht zu ihr verlaufen, und dass die mit den freien Affinitäten ausgerüsteten Enden derselben von der Wand weggekehrt sind. Die Wand selbst stellt also die Ebene dar, in welcher sich die geschlossenen Enden der Molekel-Reihen berühren; sie ist die neutrale Ebene des jungen Körpers, die kleine Durchschnittsebene der erwachsenen Brutknospe.

Wie oben gezeigt wurde, sind es innere Factoren, welche die Richtung dieser neutralen Ebene bestimmen. Ueber das Zustandekommen dieses Vorganges kann man verschiedene Annahmen machen, von denen nur zwei angedeutet werden mögen. Entweder es zeigen die Molekeln der jungen Anlage bis kurz vor dem Auftreten der Flächenwand keine bestimmte Polarisationsrichtung, und diese erfolgt erst in dem betreffenden Altersstadium durch dynamische Einflüsse von der Laubfläche aus. — Oder es sind die Molekeln der jungen Anlage von Anfang, d. h. von der Bildung der Papille, an gleichsinnig polarisirt, ohne dass dies aber während der frühesten Entwickelungsstadien sichtbar zum Ausdruck gelangt. Der letzteren Ansicht dürfte wohl der Vorzug gebühren.

Ist aber wirklich die Brutknospe nach zwei Richtungen polar gebaut, wie wir es eben theoretisch angenommen haben? Darüber giebt uns eine Reihe einfacher Versuche Aufschluss.

Zerlegt man eine kräftig entwickelte Brutknospe durch einen Schnitt, welcher möglichst genau mit der kleinen Durchschnittsebene zusammenfällt, in zwei Hälften, so entwickeln sich die beiden Vegetationspunkte der letzteren in normaler Weise; an den Schnittflächen entsteht dabei keinerlei Neubildung (Taf. XIII, Fig. 1a u. b). Der Versuch wurde, wie alle folgenden, oft ausgeführt, hatte aber stets den gleichen Erfolg.

Wir wollen nun den Versuch dahin abändern, dass wir der Brutknospe durch zwei Schnitte ihre Vegetationspunkte nehmen; die Schnitte mögen dabei bald dicht unter dem Vegetationspunkte, bald in grösserer Weite von demselben, stets aber in einiger Entfernung

von der neutralen Ebene geführt werden. Nun ergiebt sich die überraschende Thatsache, dass die Knospe zwei Adventiv-Bildungen erzeugt, welche zu normalen Thalluslappen heranwachsen. Diese Sprossungen entstehen stets entweder aus der Schnittfläche selbst — dies ist aber der seltenere Fall — oder dicht hinter derselben. Gewöhnlich wachsen sie aus dem unverletzten Gewebe der Oberseite hervor und bilden anfangs kleine, nach oben gerichtete, unregelmässig und verschieden gestaltete, dunkelgrüne Hügel. An diesen entstehen jedoch bald Vegetationspunkte und die daraus hervorgehenden normalen Thalluslappen schlagen dieselbe Wachsthumsrichtung ein, in welcher die durch die Schnitte entfernten Theile sich entwickelt haben würden (Taf. XIII, Fig. 4, 5 u. 6).

Je nachdem man durch die Schnitte gleiche oder ungleiche Hälften an der verstümmelten Brutknospe gelassen, entwickeln sich an den beiden Enden gleich oder mehr oder minder ungleich starke Sprossungen. Auch an gleichen Hälften sind dieselben aus leicht begreiflichen Gründen nicht selten sehr ungleich. Oft kommt es vor, dass nur die stärkere Sprossanlage zu weiterer Entwickelung gelangt, während die schwächere zunächst im Wachsthum stehen bleibt, um später zu Grunde zu gehen. Derartigen Verhältnissen begegnet man jedoch auch bei der Aussaat unverletzter Brutknospen; auch an ihnen gelangt manchmal nur ein Thalluslappen zur Entwickelung.

Gelegentlich kam es bei den vorhin beschriebenen Versuchen vor, dass die Sprossungen aus den hinter der Schnittfläche gelegenen äusseren Randzellen der Knospe, d. h. denjenigen, welche den Körper in der grossen Durchschnittsebene begrenzen, hervorgingen. Dann machte es anfänglich den Eindruck, die Adventivsprosse wollten eine zur grossen Axe des Mutterstückes senkrechte Wachsthumsrichtung einschlagen; allein stets trat bald eine so weit gehende Drehung ein, dass die Längsaxe des jungen Gebildes der grossen Axe der Brutknospe parallel gerichtet war. Diese Fälle waren überaus lehrreich.

Im Anschluss an die vorhin erörterten wurden noch einige weitere Versuche ausgeführt.

Zunächst stellte ich Stücke her, welchen ihre Vegetationspunkte durch Querschnitte genommen, und die am hinteren Ende durch die

kleine Durchschnittsebene begrenzt waren. Wie erwartet, erzeugten diese Stücke ihre Sprosse lediglich an dem dem einst vorhandenen Vegetationspunkte zugewandten Ende, während die durch die neutrale Ebene begrenzte Seite frei davon blieb.

Dieser Versuch wurde wiederholt, jedoch mit dem Unterschiede, dass die Stücke zwar auch aus je einer Hälfte der Knospe hergestellt, dass aber die hinteren Schnittflächen in einiger Entfernung von der kleinen Durchschnittsebene gebildet wurden. Auch jetzt entstanden die Sprosse nur an der vorderen Schnittfläche; diese allein erzeugte den Ersatz für den entfernten Scheitel (Taf. XII, Fig. 34 u. 35).

Nunmehr wurden Längstheilungen der Brutknospen vorgenommen. Zunächst wurde der Schnitt so geführt, dass er möglichst genau die mittlere Durchnittsebene traf, die beiden Vegetationspunkte also mit durchschnitten wurden. Das Ergebniss war, dass die verletzten Vegetationspunkte an den beiden Hälften einfach wiederhergestellt wurden, und Thalluslappen den Ursprung gaben, deren Wachsthumsrichtung mit der grossen Axe der Brutknospe zusammenfiel (Taf. XIII, Fig. 2a u. b).

An anderen Objecten wurde die Schnittfläche so gelegt, dass nur die eine Hälfte die beiden Vegetationspunkte, die andere dagegen keinen derselben besass. Selbstverständlich entwickelten sich an den mit Vegetationspunkten ausgerüsteten Hälften die letzteren in normaler Weise. An den anderen Hälften aber wurden neue Vegetationspunkte erzeugt, und zwar aus demjenigen unverletzten Gewebe, welches einst an der Brutknospe den Vegetationspunkten am nächsten lag, d. h. es entstanden dieselben an den Enden, welche in der Richtung des Längsdurchmessers der Stücke lagen (Taf. XIII, Fig. 3a u. b). Die aus ihnen hervorgehenden Thalluslappen schlugen wieder eine der Hauptaxe der Brutknospe parallele Wachsthumsrichtung ein.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass einzelne Brutknospen in fünf und selbst noch mehr Stücke zerschnitten wurden, und dass aus allen diesen normale Laubflächen hervorgingen. Es erhellt daraus, dass diese Körper eine wahrhaft unverwüstliche Lebensfähigkeit besitzen.

Fasst man die Ergebnisse der vorhin beschriebenen Versuche

zusammen, so ergiebt sich Folgendes. Die Brutknospe ist eine Zwillingsbildung, deren neutrale Ebene mit der kleinen Durchschnittsebene des Körpers zusammenfällt. Rechts und links von dieser Ebene ist jedes Stück der Knospe polar gebaut, so zwar, dass bei Theilungsversuchen das Wachsthum nur an den von ihr abgewandten Enden erfolgt. Die Polarität der Laubfläche nimmt also an der Brutknospe ihren Ursprung, und zwar beginnt sie schon mit der ersten Flächenwand, welche in der jungen Knospenanlage auftritt. Die Vegetationspunkte an der Knospe sind nur ein Ausdruck, nur eine Folge jener Polarität.

Alle vorgeführten Thatsachen aber dürften sich am einfachsten zurechtlegen lassen, wenn man von der Annahme ausgeht, welche oben entwickelt wurde. Stellt man sich vor, dass das lebendige Gerüst der Brutknospe aus Molekelketten besteht, die symmetrisch zu den drei Durchschnittsebenen angeordnet, und deren einzelne Glieder parallel zur grossen Axe des Körpers polarisirt sind; nimmt man weiter an, dass die Ketten nur an einem, dem der neutralen Ebene abgewandten Ende freie Affinitäten besitzen: so ergeben sich die sämmtlichen besprochenen Erscheinungen in einer verhältnissmässig ungezwungenen Weise.

Bis hierher wurde unser Gegenstand experimentell verfolgt. Wie wir gesehen haben, lässt sich das Spitzenwachsthum der Brutknospe und damit der aus ihr hervorgehenden Laubflächen nicht auf bekannte, besonders äussere Factoren zurückführen. Es bleibt somit nichts Anderes übrig, als zunächst die Spore ins Auge zu fassen. Ist vielleicht der Modus der Keimung derselben und damit das Spitzenwachsthum des Vorkeims und der an ihm entstehenden Laubfläche eine Funktion der Schwerkraft? — Der Vorgang der Sporenbildung lässt kaum hoffen, dass auf diese Frage eine befriedigende Antwort erfolgen werde. Dann aber bleibt noch ein wichtiges weiteres Stadium übrig, die Entwickelung des Embryo aus der befruchteten Eizelle. Die Schilderung derselben, welche Kienitz-Gerloff[1]) gegeben hat, gestattet die Annahme, dass der Schwer-

1) F. Kienitz-Gerloff. Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Lebermoos-Sporogoniums. Botanische Zeitung 1874, S. 161 ff.

kraft ein Einfluss auf die Orientirung der ersten Wände zukomme. Es wurde jedoch bis jetzt nicht festgestellt, ob die wirklich vorkommenden Verhältnisse dieser Annahme entsprechen oder nicht.

II. Histologischer Theil.

Der im Vorstehenden gegebenen Darstellung unserer experimentellen Untersuchung sollen nun noch einige Bemerkungen über den histologischen Ort und die Entwickelung der Adventivsprosse nachfolgen.

Dieselben entspringen, was im Einzelnen oben schon angedeutet wurde, und hier noch einmal bestimmt hervorgehoben werden mag, allgemein stets auf der morphologischen Unterseite des mütterlichen Organes, sei dies nun eine Laubfläche, ein Inflorescenz-Stiel oder ein Theil der Inflorescenz selbst. Ferner: sie gehen stets aus den untersten Zellenlagen hervor; besitzen die sich regenerirenden Stücke ihre Rinde, so entspringen sie aus dieser; wurde die letztere jedoch entfernt, so entwickeln sie sich aus den untersten Schichten des parenchymatischen Gewebes.

Diesen allgemein gehaltenen Angaben soll nun eine eingehendere Erörterung der drei wichtigsten Fälle folgen.

a) Adventivsprosse an der Laubfläche.

Die hier zu machenden Angaben beziehen sich auf die Laubfläche von Lunularia vulgaris, gelten der Hauptsache nach aber auch für die verwandten Arten.

Indem wir den histologischen Bau der Laubfläche als bekannt voraussetzen, machen wir darüber nur einige beiläufige Bemerkungen. Auf die obere Epidermis folgen die grossen Athemhöhlen mit dem charakteristischen Assimilationsgewebe. Die sich daran schliessende chlorophyllarme, parenchymatische Schicht erlangt bei unserer Pflanze in der Mittelnerven-Region oft eine auffallende Mächtigkeit, sie kann 15—20 und selbst noch mehr Zellenlagen stark werden.

Die untersten der letzteren gehen allmälig in die ventrale Rindenschicht über, welche am Mittelnerven am höchsten entwickelt ist. Bezüglich alles Weiteren auf Leitgeb's Arbeit und die dort citirte Literatur verweisend, heben wir hier nur einen Punkt hervor, der uns bisher nicht genügend berücksichtigt zu sein scheint, und der für uns von einiger Bedeutung ist.

Es bleibt nämlich an älteren Laubflächen die ventrale Rindenschicht des Mittelnerven — ich konnte die Erscheinung jedoch nicht in allen Fällen beobachten — auffallend frisch und theilungsfähig (Taf. XV, Fig. 1). Die Wände sind hier zart, und lassen oft auf eine erst späte Entstehung schliessen. Die ganze Schicht ist 3—5 Zellenlagen mächtig, und geht nach oben allmälig in das dickwandigere Gewebe über. In der untersten abschliessenden Schicht wechseln kleine theilungsfähige mit grossen zu Wurzelhaaren bestimmten Elementen ab.

Zartwandige, wachsthumsfähige Zellen findet man ferner über den Wurzelhaaren, und zwar unmittelbar an diese grenzend (Taf. XIV, Fig. 8). Jene Elemente sind es, welche, wenn die Haare in Folge irgend einer Störung ihre Lebensfähigkeit verlieren, in den Raum derselben hineinwachsen und neue funktionsfähige Haare bilden, ein Reproductionsvorgang, den schon Kny[1]) ausführlich beschrieben hat.

Werfen wir nunmehr einen Blick auf die Entwickelung unserer Sprosse.

Wird aus einer Laubfläche ein Stück mittleren Alters geschnitten, so beobachtet man bei warmem Wetter schon nach wenigen Tagen die Bildung der jungen Sprossanlagen. Sie treten häufig von der Schnittfläche aus zu mehreren hinter einander auf, von denen aber, wie schon früher erwähnt, gewöhnlich nur eine oder zwei zu weiterer Ausbildung gelangen. Die Anlagen erscheinen zunächst als kleine Hügel von rundlichem Umriss, entstanden durch rasche Theilung der Elemente der ventralen Rindenschicht (Taf. XIV, Fig. 7 und 9). Die ersten Wände haben vorwiegend eine tangentiale Richtung; auf sie folgen rasch, besonders in der äusseren Schicht, radial

1) L. Kny: Ueber eigenthümliche Durchwachsungen an den Wurzelhaaren zweier Marchantiaceen. Sitzungsber. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg, XXI, Berlin 1879, Sep.-Abdr.

gestellte, so dass ein kleinzelliger Gewebekörper entsteht. An der Bildung desselben nehmen die sämmtlichen Zellenlagen der Rinde, vornehmlich jedoch die beiden äusseren, Theil. Die Wurzelhaare, zwischen denen die Entstehung des Körpers erfolgt, werden durch den Wachsthumsprocess desselben an die Peripherie geschoben.

Diejenigen Anlagen nun, welche zu weiterer Entwickelung bestimmt sind, nehmen unter lebhafter Theilung ihrer Elemente an Umfang zu, bis sie einen Hügel mit flacher Oberfläche darstellen. Der Umriss der Zellreihen, aus deren Theilung der Körper ursprünglich hervorgegangen war, und die sich bis dahin unschwer verfolgen liessen, wird dabei meistens verwischt. Nun beginnt auf dem noch niedrigen flachen Hügel die Bildung des Vegetationspunktes. Auf guten, parallel zur Längsaxe der Laubfläche geführten Schnitten gewahrt man etwas hinter der Mitte des jungen Körpers (von der Spitze des Mutterorganes genommen) eine kleine Vertiefung, welche alsbald mit Haaren bedeckt wird (Taf. XIV, Fig. 10 v). Die letzteren gehören schon der Unterseite des jungen Sprosses an, die Vertiefung stellt seinen Vegetationspunkt, das links von diesem gelegene Gewebe seine Oberseite dar. Dieser ganze Gestaltungsprozess vollzieht sich also, während der Körper noch nach unten gerichtet ist. Nun erst beginnt, wenn die Lage des mütterlichen Stückes eine normale ist, derjenige Theilungsvorgang, welcher den jungen Spross ebenfalls in die normale Stellung bringt. Durch ein lebhaftes, von vorn nach hinten zunehmendes Wachsthum des inneren Gewebes unseres Körpers findet eine derartige Verschiebung desselben statt, dass er in die in Fig. 6 auf Taf. XIV dargestellte Lage gelangt[1]).

Wie früher erwähnt wurde, entstehen die Adventivsprosse am leichtesten am Mittelnerven, schwerer und langsamer dagegen aus dem Gewebe der Randpartien. Dieser Umstand hat seinen Grund jedenfalls hauptsächlich in der festeren Textur dieses Gewebes, während die Rinde des Mittelnerven zarter und theilungsfähig bleibt. Hierauf beruht es auch, dass Thallusstücke, welche in ihrem grösseren apicalen Theile aus Randgewebe bestehen, an der Basis aber, wenn auch nur wenig, Mittelnervengewebe führen, ihre Sprosse aus dem letzteren hervorgehen lassen.

---

1) Vergl. hierzu ferner Fig. 4 auf Taf. VI in Leitgeb's Abhandlung.

Die Thatsache, dass auch ältere Thallusstücke am Mittelnerven sehr leicht Sprosse erzeugen, hängt mit dem Umstande zusammen, dass, wie vorhin besprochen, der Nerv in seiner mittleren Region auch dann noch aus auffallend frischem und theilungsfähigem Gewebe besteht, wenn die oberen Theile selbst schon anfangen, gelb zu werden.

Die Sprossbildung aus dem Gewebe der Randpartien des Thallus gleicht übrigens so vollkommen der am Mittelnerven, dass auf eine nähere Besprechung derselben verzichtet werden kann.

b) Sprossbildung am Inflorescenz-Stiel.

Wie oben erwähnt wurde, gehen die Sprosse am Inflorescenz-Stiel ausschliesslich aus den Ventralfurchen hervor. Der Bau der letzteren ist seit Mirbel's Arbeit bekannt. Sie sind ausgekleidet mit einer dünnen, 1—3 Zellenlagen mächtigen Rindenschicht, deren Wände eine eigenthümliche violette Färbung besitzen und mässig verdickt sind.

Die Rindenschicht nun ist es, welche den Sprossen den Ursprung giebt. Der morphologische Ort der letzteren gleicht somit völlig dem der entsprechenden Bildungen an der Laubfläche. Sie gleichen diesen auch darin, dass ihre Entstehung nicht an eine bestimmte Zone, etwa blos die mittlere, gebunden ist, sondern an beliebigen Orten vor sich gehen kann.

Die Bildung eines Sprosses wird damit eingeleitet, dass eine Gruppe von Zellen der äussersten Rindenschicht sich nach dem Innenraum der Wurzelrinne hin vorwölbt und in Tangentialtheilung übergeht (Taf. XV, Fig. 4, 3 u. 5). Auf die ersten Tangentialwände folgen bald in den äusseren Elementen radiale und weiterhin verschieden orientirte. So entsteht ein Hügel, dessen Umriss jedoch ein sehr wechselnder ist. Bald ist sein Contour ziemlich gleichmässig und glatt, bald ragen einzelne Elemente oder Gruppen von solchen unregelmässig vor (vergl. die Fig. 5, 6 u. 2). Auf diese Weise können manchmal höchst sonderbare Gestalten entstehen. Am jungen Hügel ist sein Ursprung aus den einzelnen Rindenzellen meist unschwer aus dem Verlauf der Wände zu erschliessen. Dies ist jedoch nicht mehr möglich, wenn das Wachsthum des Körpers

weiter vorgeschritten ist, und die Theilungen nach allen Richtungen erfolgt sind.

Soweit ich gesehen habe, sind es meistens ausschliesslich die Elemente der äussersten, die Ventralfurche auskleidenden Rindenschicht, aus deren Theilung der Spross sich aufbaut. Gelegentlich kommt es aber auch vor, dass Zellen der zweiten Lage an seiner Herstellung sich betheiligen, doch verrichten dieselben stets nur eine Zuthat: der Hauptsache nach verdankt der Spross der äussersten Zellenschicht seinen Ursprung.

Wie aus dem Zellenhügel sich die normale Laubfläche entwickelt, wie ihr Vegetationspunkt angelegt wird, habe ich nicht ermittelt.

c) Sprossbildung an der Inflorescenz.

Wie früher angegeben, hat Leitgeb ein abnormes Object beobachtet, an welchem an dem Ort der Archegonien Laubsprosse entwickelt waren. Sie würden demnach die in unserer halbschematischen Fig. 7 auf Taf. XIV mit *w* bezeichneten Stellen eingenommen haben. An diesen Orten habe ich sie nun bei meinen Versuchen niemals beobachtet; sie entstanden vielmehr stets in der Rinne aus den diese auskleidenden Rindenzellen *aa* in Fig. 7 u. 8. Sie traten auch hier als kleine rundliche Hügel auf, welche, heranwachsend, die Ränder der Rinne auseinander trieben, und als dunkelgrüne Körper an der Oberfläche erschienen. An Stücken, welche den äusseren Theilen des Strahles, an denen die Ränder der Rinne verwachsen sind, entnommen waren, sprengten die Sprosse entweder die verschlossene Rinne, oder sie traten, wenn dicht an der Basis erzeugt, aus dem durch den Schnitt geöffneten Kanal hervor.

Die mikroskopische Untersuchung der Basen sich regenerirender Strahlen ergab, dass auch an ihnen die Sprosse gewöhnlich in Mehrzahl angelegt werden. Von diesen kommt aber, soweit ich gesehen, stets nur einer zur Entwickelung.

Die Theilungsvorgänge bei der ersten Anlage der Sprosse erhellen aus Fig. 9 auf Taf. XIV. Unter beträchtlicher Vergrösserung nach allen Richtungen wölbt sich eine Gruppe der innersten und zweiten Rindenzellschicht in den Raum der Rinne vor, und beginnt

dabei einen äusserst lebhaften Theilungsprocess, bei *a* in unserer Figur. In dem jungen Körper sind die Elemente, aus welchen derselbe ursprünglich hervorging, noch leicht zu erkennen; später dagegen werden ihre Contouren immer mehr verwischt. Es entstehen so Hügel, ähnlich denen, welche wir in der Ventralfurche der Stiele beobachteten. Wie sich an ihnen die Anlage der Vegetationspunkte gestaltet, wurde hier ebenfalls nicht festgestellt.

Basel, Anfangs November 1884.

Figuren-Erklärung.

Tafel XII.

Fig. 1 u. 2. Lunularia vulgaris. Verhalten von Laubflächen, denen das Gewebe über dem Vegetationspunkte genommen, der letztere selbst aber gelassen war.

Fig. 3—9, 12 u. 14. Jüngere und ältere Stücke in verschiedenen Stadien der Regeneration begriffen. *s* bedeutet überall die Spitze, *b* die Basis der Stücke.

Fig. 10, 11, 13, 16 u. 19. Sich regenerirende Ausschnitte aus der Laubfläche. In den vier ersten Figuren ist die unverletzte Randseite rechts, in der letzten links gelegen.

Fig. 15 u. 17. Stücke der Laubfläche, im einen Falle von der Spitze, im anderen von der Basis aus eingeschnitten.

Fig. 18. Regeneration eines der Länge nach halbirten Stückes.

Fig. 20. Theil einer Brutbecherwandung, in Sprossbildung begriffen.

Fig. 21. Eine Laubfläche, an verschiedenen Orten durch Querschnitte verletzt.

Fig. 22, 23 u. 24. Marchantia polymorpha. Ganzer Strahl einer weiblichen Inflorescenz und Theile eines solchen in Sprossbildung. (S. Text.)

Fig. 25. Eine abgelöste Inflorescenz in Regeneration.

Fig. 26—29. Inflorescenz und Stiel im Zusammenhang sich regenerirend. In den drei ersten Fällen waren die Objecte bis zu dem Querstrich in den Sand gesetzt, im letzteren lag ein solches auf demselben.

Fig. 30, 31 u. 32. Sprossbildung an Inflorescenz-Stielen.

Fig. 33 (30/1). Lunularia vulgaris. Brutknospe, ihre beiden Laubflächen bildend. In dieser und in den folgenden Figuren ist die Brutknospe schwach schattirt. Der Strich quer durch die Knospe deutet überall die kleine Durchschnittsebene an.

Fig. 34 u. 35 (30/1). Stücke der Brutknospe, aus einer Hälfte derselben geschnitten, in Regeneration begriffen; links die Neubildungen; *s* die Spitze, *b* die Basis.

Tafel XIII.

Fig. 1a u. b (30/1). Lunularia vulgaris. Brutknospenhälften, in der kleinen Durchschnittsebene von einander getrennt, ihre Laubflächen entwickelnd.

Fig. 2a u. b, 3a u. b (30/1). Brutknospen der Länge nach halbirt, im ersteren Falle in der mittleren Durchschnittsebene, im letzteren in einiger Entfernung von derselben. In Fig. 3b werden an den Enden eben die Neubildungen erzeugt.

Fig. 4, 5 u. 6 (30/1). Regeneration von Brutknospen, die ihrer beiden Vegetationspunkte beraubt waren. In Fig. 4 u. 6 auf je einer Seite ein längerer Spross, auf der anderen eine kleine noch unregelmässige Excrescenz.

Fig. 7 (etwa 15/1). Grund eines Brutbechers. Der ausgezogene Strich auf der oberen Seite deutet den Ort der Becherwand, die punktirte Linie die Abgrenzung des Schnittes nach der entgegengesetzten Seite.

Fig. 8—20 (450/1). Lunularia vulgaris. Entwickelung der Brutknospen in der Flächenansicht.

Fig. 21 (450/1). Seitenansicht zu einem Entwickelungszustande, der etwa dem in Fig. 17 dargestellten entspricht.

Fig. 22—26. Entwickelung der Brutknospen von oben betrachtet, in der Richtung der mittleren Durchschnittsebene.

Tafel XIV.

Fig. 1, 2 u. 2 (450/1). Lunularia vulgaris. Entwickelung der Brutknospen von oben betrachtet. Fortsetzung der Fig. 22—26 auf Taf. XIII.

Fig. 4 u. 5 (30/1). Fertige Brutknospen im Umriss; Fig. 4 in der Flächen-, Fig. 5 in der Durchschnittsansicht. Die Linie *a b* stellt die grosse, *c d* die mittlere, *e f* die kleine Axe des Körpers dar. Da auf dem Querschnitt in Fig 5 nicht die Vegetationspunkte getroffen sind, so fällt die Linie *a' b'* nicht mit der grossen Axe zusammen, läuft ihr aber parallel.

Fig. 6. Stück aus dem Scheitelende des Mittelnerven einer jungen Laubfläche, in Regeneration begriffen. *v* der Vegetationspunkt des Adventivsprosses. Schwach vergrössert.

Fig. 7 (270/1). Anlage eines Adventivsprosses auf der Unterseite des Mittelnerven einer Laubfläche. Rechts die Ansatzstelle eines Haares.

Fig. 9 (160/1). Aehnlicher Zustand.

Fig. 10 (270/1). Weiter vorgeschrittenes Entwickelungsstadium; bei *v* die Anlage des Vegetationspunktes. Nach *s* die Spitze des mütterlichen Stückes.

Fig. 8. Ansatzstelle zweier Wurzelhaare seitlich vom Mittelnerven. Ueber den Haarzellen die zartwandigen Elemente, welche bei Verletzung eines Haares in den Raum desselben wachsen und das Ersatzorgan darstellen.

Tafel XV.

Fig. 1 (270/1). Lunularia vulgaris. Theilungsfähiges Gewebe der Unterseite des Mittelnerven einer älteren Laubfläche. Rechts und links die Ansatzstellen der Unterblätter.

Fig. 2 (160/1). Marchantia polymorpha. Eine der Ventralfurchen des Stieles einer weiblichen Inflorescenz mit drei Anlagen von Adventivsprossen.

Fig. 3, 4, 5 u. 6 (270/1). Verschiedene Entwickelungszustände von Sprossanlagen aus Ventralfurchen der Inflorescenzstiele.

Fig. 7. Durchschnitt durch den Archegonien-tragenden Theil eines Inflorescenz-Strahles mit drei Sprossanlagen bei *a*. Bei *w* die Orte der Archegonien. Die Figur ist halb schematisch gehalten (30/1).

Fig. 8. Querschnitt durch den äusseren Theil eines Strahles, der drei Sprossanlagen aufweist, bei *a*. Der mittlere derselben hat die Ränder des Strahles auseinander gedrängt, und wird sich zur Laubfläche entwickeln. Halbschematisch, 30mal vergrössert.

Fig. 9 (270/1). Anlage eines Adventivsprosses im äusseren Theile eines Strahles. Bei *a* die Zellengruppe, welche eben in lebhafte Theilung übergegangen und in der Herstellung des Hügels begriffen ist.

Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens,

biologisch-morphologisch dargestellt

von

Friedrich Johow.

Hierzu Tafel XVI—XVIII.

Das hervorragende Interesse, welches die Biologie und Entwicklungsgeschichte der chlorophyllfreien Gewächse nicht allein von Seiten der Physiologie sondern auch der modernen „physiologischen" Pflanzenanatomie von vornherein für sich in Anspruch nehmen, hat in den letzten Dezennien bereits eine grosse Anzahl von Aufsätzen über jene Gegenstände sowie mehrere eingehende Monographien einheimischer Parasiten und Saprophyten veranlasst. Als Resultat dieser Untersuchungen hat sich bekanntlich für die Morphologie die Kenntniss der merkwürdigen Anomalien und Anpassungserscheinungen ergeben, welche im Bau der vegetativen Theile und in der Embryologie jener Gewächse zu Tage treten; die Physiologie hingegen hat nicht allein manchen Einblick in die interessanten anomalen Ernährungsvorgänge der chlorophyllfreien Pflanzen, sondern auch werthvolle Andeutungen und Aufschlüsse über die Functionen erhalten, welche den bei den Schmarotzern und Humusbewohnern abnorm gebauten Organen in ihrer normalen Ausbildung bei den grünen Gewächsen zukommen.

Sollen die erhaltenen Ergebnisse nun gesichert, die gezogenen Schlüsse erweitert werden, so ist eine noch vollständigere und erschöpfendere Kenntniss der parasitischen und saprophytischen

Phanerogamen, als sie bisher gegeben ist, unbedingt erwünscht, und besonders gilt dies von den letztgenannten Pflanzen, deren gesammter Formenkreis, soweit unsere Kenntnisse reichen, überhaupt ein sehr beschränkter zu sein scheint, und von denen kaum ein halbes Dutzend ausschliesslich einheimischer Formen anatomisch und entwicklungsgeschichtlich erforscht ist. Dass mehrere exotische Saprophyten aus Familien, welche in unserer Flora theils gar nicht, theils nur durch normale, grüne Gewächse vertreten sind (nämlich Burmanniaceen, Triurideen und Gentianeen), bisher noch niemals zur anatomischen Untersuchung gezogen worden sind, kann kaum einer anderen Ursache zugeschrieben werden als der Seltenheit brauchbaren Untersuchungsmaterials in unseren Sammlungen sowie dem Umstande, dass die Existenz jener seltenen Pflanzen den meisten Botanikern noch völlig unbekannt sein dürfte.

Zur Ausfüllung der angedeuteten Lücken möchten die folgenden Untersuchungen einen kleinen Beitrag liefern. Dieselben erstrecken sich auf die Saprophytenflora[1]) West-Indiens, welche der Verfasser im Jahre 1883 nahezu vollständig auf Trinidad und Dominica zu sammeln Gelegenheit hatte. Diese Flora setzt sich, soweit bekannt[2]), aus Vertretern dreier Familien zusammen, nämlich der Burmanniaceen, Orchideen und Gentianeen, oder aus den Gattungen Burmannia, Apteria, Dictyostega; Wullschlaegelia; Voyria. Von diesen Gattungen konnte nur Dictyostega nicht untersucht werden, da es dem Verfasser nicht gelang, der Pflanze an der einzigen von Grisebach[3]) als Standort angeführten Localität habhaft zu werden. Die Gattungen Burmannia, Apteria und Wullschlaegelia wurden in je einer Species, die Gattung Voyria aber in drei Arten in den Kreis der Untersuchung gezogen.

---

1) Wenn im Folgenden von „Saprophyten" gesprochen wird, sollen darunter, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, immer chlorophyllfreie Humusbewohner verstanden werden.

2) Nach Ausweis von Grisebach's Flora of the British West-Indian Islands, London 1864.

3) l. c. p. 606.

I.

Als Standorte der genannten Gewächse sind die feuchten und schattigen Urwälder sowohl der Berge als der Ebenen zu bezeichnen. Nur die Burmanniacee Dictyostega soll auf einer sonnigen, unbewaldeten Localität, nämlich auf der im pflanzengeographischer Hinsicht höchst merkwürdigen Savana de Aripo auf Trinidad, vorkommen. Besonders reich an Saprophyten fand ich die Bergwälder an der Nordküste von Trinidad und die von Feuchtigkeit triefenden Urwälder in der Ebene von Layou auf Dominica. Die erstere Oertlichkeit lieferte mir zwei Arten von Voyria (V. trinitatis Gr. und V. tenella Guild.), von denen die eine auf Trinidad endemisch vorkommt, die andere hingegen auch für St. Vincent und Jamaica bekannt ist, sowie die Burmanniaceen Apteria setacea Nutt. und Burmannia capitata Mart.; in den Wäldern von Layou hingegen fand ich neben Apteria auch die Neottia-ähnliche Orchidee Wullschlaegelia aphylla G. Rchb. Das letztgenannte Gewächs ist von Grisebach nur für Jamaica und zwar als selten angegeben; der Umstand, dass es auch auf Dominica vorkommt, liefert — wie hier beiläufig bemerkt sei — nebst zahlreichen anderen, bisher übersehenen Beispielen einen Beleg für die nahe Verwandtschaft der Floren jener beiden Inseln. Die dritte Species Voyria endlich (V. uniflora Lamm. = V. aphylla Guild.[1]), welche nach Grisebach überall im tropischen Amerika zu finden ist, sammelte ich in den Bergen von Dominica an einer Oertlichkeit, wo andere saprophytische Gewächse zu fehlen schienen[2]).

In der Wahl des Substrats verhalten sich die einzelnen Arten einigermaassen verschieden, wenn sie auch durch ihr ausschliessliches Vorkommen auf humushaltigem Grunde sich sämmtlich als echte Saprophyten erweisen. Die Angaben der systema-

1) Die Identität dieser beiden Arten ergiebt sich zwar nicht aus Grisebach's Angaben; sie geht hingegen aus dem Vergleich der Original-Exemplare im Herbarium zu Kew sowie aus der Beschreibung von „V. aphylla“ bei W. J. Hooker, Botanical Miscellany, Bd. I, p. 46, hervor.

2) Bei der auf einer Waldlichtung gelegenen Niederlassung Laudat, in 2000 Fuss Höhe über dem Meere.

tischen Werke[1]), wonach die vier Gattungen eine parasitische Lebensweise führten, müssen als unrichtig bezeichnet werden. Wullschlaegelia und die beiden Burmanniaceen gedeihen nur auf lockerem und feuchtem, sehr humusreichem Boden; die letzteren Pflänzchen bewohnen nicht selten auch das faulende Holz umgefallener Baumstämme oder wachsen auf kleinen, lose auf dem Boden liegenden Fragmenten herabgefallener Zweige, aus denen sie gleich zierlichen Schwämmen hervorsprossen (siehe Taf. XVI, Fig. 2, ein solches Specimen von Burmannia capitata darstellend. Dieses Vorkommen ist deshalb besonders instructiv, weil es die echt saprophytische Lebensweise der Art mit Deutlichkeit vor Augen führt.) Voyria tenella bevorzugt lockere und feuchte, mit verwesenden Blättern untermischte Walderde, findet sich aber auch zuweilen auf stark vermodertem und der Zerbröckelung nahem Holz. Voyria trinitatis wächst in verhältnissmässig festem und lehmreichem Boden[2]), mit welchem die spröden und zerbrechlichen Rhizomtheile und Wurzeln der Pflanze so fest verwachsen sind, dass sie sich nur bei grösster Sorgfalt unversehrt herauslösen lassen. Voyria uniflora endlich findet sich vorzugsweise in dem faserigen, von Epiphyten gebildeten Wurzelgeflecht in den Rindenspalten älterer Bäume und am Fusse derselben in den von Fäulnissstoffen erfüllten Höhlungen der Wurzelpfeiler[3]).

Ihren von den normalen Pflanzen abweichenden Ernährungsmodus bekunden die in Rede stehenden Gewächse auf den ersten Blick durch die gänzliche Abwesenheit der grünen Farbe an

---

1) Grisebach und Hooker, l. c.

2) Auch Corallorhiza und Epipogon gedeihen nach Reinke („Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon“, p. 27 u. 29) und Irmisch („Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen“, p. 51) in einem thonigen Boden, in welchem keine verwesenden Pflanzentheile hervortreten, der dagegen reichlich durchtränkt ist mit einer Lösung, welche durch die in Verwesung begriffene Laubdecke hindurchsickerte.

3) Treffend sagt schon Jacquin, ein ausgezeichneter Beobachter der westindischen Flora, in seiner „Selectarum stirpium americanarum historia“, Wien 1763, p. 88, von Voyria uniflora: „Incolit cryptas truncorum lumini vix pervias, in quibus tractu temporis humi aliqua portio fuit collecta; quo posset sensu arborum parasitica vocari. Ego alibi non offendi plantulam, quae omnino etiam rarissime occurit . . . . . Habitat in Martinicae sylvis montosis vastis et humentibus.“

ihren Vegetationsorganen. Chlorophyll ist auch bei mikroskopischer Untersuchung sowie bei Prüfung von Alkoholextracten bei keiner der genannten Species nachzuweisen. An Stelle der Chlorophyllkörper finden sich indessen — wie hier gleich vorausgenommen sei — überall Stärkebildner oder Farbkörper[1]). So führt die Burmanniacee Apteria im Parenchym des Stengels goldgelbe Chromatophoren, an denen kleine Stärkekörner befestigt sind, in der Blüthe hingegen grosse farblose Kugeln ähnlich denen, welche in der Oberhaut von Tradescantia vorkommen. Voyria trinitatis besitzt spindelförmige, schön fleischrothe Chromatophoren im Stengel und gelbe Farbkörper von kugeliger Gestalt in den Blumenblättern. Voyria uniflora weist in allen oberirdischen Theilen runde gelbe, Voyria tenella und Wullschlaegelia aber farblose Plastiden auf. Die Fähigkeit der Stärkebildung geht trotz der Abwesenheit des Chlorophylls keinem der in Rede stehenden Saprophyten (ebensowenig wie irgend einem anderen bekannten Humusbewohner) ab, da überall in den Chromatophoren Organe gegeben sind, welche Stärke zwar nicht aus Kohlensäure zu assimiliren, aber aus bereits vorhandenen organischen Stoffen zu organisiren vermögen. Thatsächlich fand ich Stärkekörner auch bei allen sechs westindischen Saprophyten, in grösserer Menge aber nur bei Wullschlaegelia, in deren fleischigen Wurzeln reichlich Packetstärke als Reservestoff aufgespeichert wird.

Wie bei vielen unserer einheimischen Arten, die des Chlorophylls entbehren, sind auch bei den westindischen Saprophyten die gesammten oberirdischen Theile ziemlich auffällig und gleichmässig gefärbt. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung dürfte wohl darin zu suchen sein, dass die Blüthentheile in ihrer Function als Schau-Apparate zur Anlockung der Insecten dadurch eine Verstärkung erfahren. Eine solche im Kampf um's Dasein vortheilhafte Einrichtung wäre bei assimilirenden Gewächsen wegen der Nothwendigkeit der grünen Farbe der Assimilationsorgane nicht wohl anwendbar; den Saprophyten und Parasiten hingegen ist sie durch

1) Ueber die Stärkebildner von Neottia, welcher Pflanze man bisher fälschlich Chlorophyllkörper zuschrieb, s. die neueste Schrift A. F. W. Schimper's in den Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVI, p. 118.

die Entbehrlichkeit der grünen Farbe ermöglicht[1]). Die anatomischen Mittel, wodurch die gedachte Färbung erzielt wird, sind je nach der Species verschieden. Während es bei Voyria trinitatis und uniflora die Farbkörper des Parenchyms sind, welche die Färbung hervorrufen, treten dieselben bei Apteria zurück gegen den violetten Saft, der die peripherischen Zelllagen des Stengels und der Corolla erfüllt. Ein solcher farbiger Zellsaft bewirkt auch die gleichmässig violette Färbung von Burmannia capitata, sowie die rosenrothe Farbe der Blüthen- und Stengeltheile von Voyria tenella. Die braune Farbe des Stengels von Wullschlaegelia wird nicht, wie bei Neottia, durch braune Farbkörper hervorgebracht, sondern rührt von zahlreichen den Stengel bedeckenden und mit vertrockneten Plasmaresten erfüllten Trichomen her.

Was nun die äussere morphologische Gestaltung unserer Pflanzen anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, dass der Bau der Blüthe bei keiner der einschlägigen Arten Anomalien aufweist, welche — wie dies bekanntlich für manche parasitische Formen zutrifft — einen Zweifel an der systematischen Stellung der Pflanzen begründen könnten. Die Gattung Wullschlaegelia ist eine Orchidee aus der Gruppe der Neottieen; sie gehört also einem Formenkreis an, dessen Neigung zum Saprophytismus längst bekannt ist. Burmannia und Apteria vertreten ebenfalls eine Familie, aus welcher bereits zahlreiche chlorophyllfreie Arten (freilich fast stets als Parasiten) beschrieben worden sind[2]). Ueber die systematische Stellung der Burmanniaceen, welche in den Lehrbüchern fälschlich den Orchideen angeschlossen zu werden pflegen, wird unten bei der Besprechung ihrer Embryologie noch einiges zu bemerken sein. — Der Blüthenbau von Voyria endlich weist diese Gattung mit Entschiedenheit in die Familie der Gentianeen, einer Pflanzengruppe,

1) S. hierüber auch meinen Aufsatz in Eichler's Jahrb. des Königl. bot. Gartens zu Berlin, Bd. III: Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schau-Apparate, p. 65.

2) Nur H. Crueger, der, wie ich, mehrere Burmanniaceen und Voyria-Arten an ihrem natürlichen Standort (in Trinidad) beobachtete, hat den Parasitismus derselben für unerwiesen erklärt. (Botan. Zeitung 1848, p. 777. Vergl. auch Graf zu Solms-Laubach, Ueber den Bau und die Entwickelung parasitischer Phanerogamen, Pringsheim's Jahrb. Bd. VI, 1867—68, p. 518 u. 520.)

welche in unseren Ländern bekanntlich nur durch grüne Arten vertreten ist. In dieselbe Familie gehört wahrscheinlich auch ein zweites, lange Zeit bei den Solaneen untergebrachtes Genus exotischer Saprophyten, die Gattung Cotylanthera, welche aber nicht in West-Indien vorkommt und von mir nicht mikroskopisch untersucht worden ist.

In der Gestaltung der vegetativen Theile zeigen unsere sechs Pflanzen zahlreiche Eigenthümlichkeiten gegenüber den grünen Gewächsen und manche deutlichen Analogien sowohl unter einander als auch mit den saprophytischen Vertretern anderer Floren. Das Wurzelsystem, welches hier zunächst zur Sprache gebracht sei, weist nur bei den Burmanniaceen[1]) eine normale Gestalt- und Grössenentwickelung auf; es ist daselbst von dünn-faseriger Beschaffenheit und mit zahlreichen Auszweigungen versehen (s. Taf. XVI, Fig. 1 u. 3). Für die übrigen Saprophyten ist eine fleischige Beschaffenheit und eine damit Hand in Hand gehende geringe Oberflächenentwickelung des Wurzelsystems bezw. der die Wurzel vertretenden Rhizomtheile charakteristisch. (Bei Epipogon und Corallorhiza findet nämlich nach den Untersuchungen von Reinke ein vollständiger Abortus des echten Wurzelsystems statt; dasselbe wird aber in seinen Funktionen durch ein auffallend wurzelähnlich gebautes und an seiner Oberfläche mit Wurzelhaaren besetztes Rhizom so vollkommen vertreten[2]), dass wir letzteres hier ohne Weiteres mit den echten Wurzeln der übrigen Saprophyten in Parallele setzen können.) Vom biologischen Standpunkte aus dürfte sich diese Eigenthümlichkeit in erster Linie durch die geringen Ansprüche bezüglich der Wasseraufnahme erklären; denn die Saprophyten haben wegen des Mangels entwickelter Laubblätter einer sehr geringe Transpirationsgrösse[3]). Zwei in der Gestalt des Wurzelsystems (bezw. des als Wurzel fungirenden Rhizoms) hervortretende Typen können wir als besonders charakteristisch für die Saprophyten be-

1) denen sich hierin auch die habituell sehr ähnlichen Triurideen anschliessen (siehe die Abbildungen bei Miers, Transactions of the Linnean Society, vol. XXI, 1855, Taf. 6 u. 7, und bei Schnizlein, Iconographie, Bd. I, Taf. 57, Suppl.).

2) s. J. Reinke, l. c. p. 10.

3) s. hierüber auch Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 1884, p. 166.

zeichnen: den corallenförmigen und den vogelnest- oder morgensternartigen Typus. Der erstere dieser Typen wird uns durch Corallorhiza, Epipogon, (Monotropa) und Voyria trinitatis (s. Fig. 8, Taf. XVI) vor Augen geführt, den letzteren finden wir in ausgeprägter Form bei Neottia, Wullschlaegelia (Fig. 4) und Voyria tenella (Fig. 5 u. 6). Es scheint eine durchgreifende Regel zu sein, dass die corallenförmige Gestalt des Wurzelsystems sich nur bei solchen Saprophyten findet, welche auf festem Lehmboden wachsen und dass die andere Form den in lockerem Humus vegetirenden Arten eigenthümlich ist. Das Wurzelsystem von Voyria uniflora (Fig. 7) steht auf dem Uebergang von der faserförmigen zu der corallenförmigen Gestalt. Zu dem Wurzelsystem von Wullschlaegelia muss noch bemerkt werden, dass dasselbe ausser den unverzweigten rübenförmigen Wurzeln, welche das „Vogelnest“ zusammensetzen, noch einige von gewöhnlicher, fadenförmiger Gestalt zu entwickeln pflegt.

Den meisten Saprophyten gemeinsam ist der Mangel einer entwickelten Hauptwurzel sowie das Fehlen von Wurzelhaaren[1]). Für die westindischen Arten gelten diese beiden Eigenschaften ausnahmslos, während, was unsere einheimischen Saprophyten anbetrifft, Wurzelhaare bekanntlich bei Corallorhiza innata und Epipogon Gmelini, zwar nicht an den Wurzeln, aber an den Rhizomen dieser Gewächse, eine Hauptwurzel hingegen bei Monotropa angetroffen wird. Ihre Erklärung findet die so häufige Reduction der Wurzelhaare bei den Saprophyten wohl in demselben biologischen Moment wie die Oberflächenverkleinerung des Wurzelsystems überhaupt (s. oben).

Die westindischen vier Gattungen stimmen ferner darin überein, dass sie ein beschupptes Rhizom mit Adventivwurzeln besitzen und dass die gebildeten Sprosse stets Blüthensprosse sind. Bei Monotropa findet sich an Stelle des Rhizoms bekanntlich ein reichlich verzweigtes System echter Wurzeln, aus welchen die Blüthensprosse endogen hervorgehen. Rein vegetative

1) In der Abhandlung von Miers über die Triurideen (Transactions of the Linnean Society, vol. XXI, 1855, p. 43 ff.) findet sich eine Habitus-Abbildung von Soridium Spruceanum, wonach diese Pflanze sehr zahlreiche Wurzelhaare zu besitzen scheint. Doch ist dieser Fall wohl der Nachuntersuchung bedürftig.

Sprosse, welche über die Erdoberfläche hervortreten, kommen bei keinem der untersuchten Saprophyten vor. Der Blüthenschaft setzt sich bei den westindischen Gattungen direct in das Rhizom fort; nach dem Verblühen des ersten werden in der Regel noch mehrere weitere Blüthensprosse als normale, blattachselbürtige Auszweigungen des Rhizoms emporgetrieben.

Auf diese Bildung von ein paar Seitensprossen aus dem Rhizom beschränkt sich aber auch die gesammte vegetative Reproduction der tropischen Saprophyten. Aehnliche Erscheinungen der vegetativen Vermehrung, wie sie unsere einheimischen Arten zeigen, dergestalt, dass an Stelle der Mutterpflanze eine völlig neue, isolirte Tochterpflanze aus der Axillarknospe eines Scheidenblattes gebildet wird (wie bei Neottia) oder dass eine Bildung von Blüthensprossen aus perennirenden Wurzeln erfolgt (wie bei Monotropa), kommen bei den westindischen Saprophyten nicht vor. Dieselben haben eben, da es keinen Winter in ihrem Vaterlande giebt, solche Dauerzustände nicht von nöthen, während jene bei der unvollkommenen Ausbildung ihrer kleinen, nur kurze Zeit keimfähig bleibenden Samen[1]) geradezu darauf angewiesen sind.

Was die Gestalt des Rhizoms anbetrifft, so ist dasselbe nur bei Wullschlaegelia dünn-cylindrisch, fast fadenförmig; dagegen sind bei dieser Pflanze die Wurzeln rübenförmig angeschwollen. Bei allen anderen Arten übertrifft das Rhizom den oberirdischen Theil des Stammes an Dicke und neigt dazu, eine fleischige Beschaffenheit anzunehmen. Besonders ausgeprägt findet sich diese Eigenschaft bei Voyria trinitatis, deren Rhizom sich in knolligen, oft unregelmässig gequetschten Formen im Boden ausbreitet.

Auch der oberirdische Theil der Sprosse zeigt sehr einfache morphologische Verhältnisse. An Stelle der grünen Laubblätter anderer Gewächse finden sich kleine, häutige Schuppen, welche entweder in alternirender Stellung (Wullschlaegelia und die Burmanniaceen) oder in gekreuzten Paaren (Voyria[2])) am Stengel

1) Vergl. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Eine biologische Studie. Wien 1877, p. 43.

2) Bei Grisebach (l. c. p. 425 und in Decandolle's Prodromus, Bd. IX, p. 83) findet sich in den Speciesdiagnosen von Voyria uniflora und tenella die

angeordnet sind. Letzterer fungirt bei diesen Pflanzen lediglich als Träger der Reproductionsorgane und verhält sich hierin etwa dem Fruchtträger eines höheren Pilzes analog. Die äussere Gliederung des Stammes beschränkt sich demgemäss auch in allen Fällen auf die Herstellung einer einfach gebauten Infloreseenz. Wullschlaegelia entwickelt eine einfache Traube, Burmannia eine kleine, zu einem Köpfchen zusammengedrängte Dolde, Apteria sowie Voyria uniflora und tenella ein ein- bis wenigblüthiges Monochasium[1]). Den höchsten Grad von morphologischer Ausgliederung erreicht der Stamm von Voyria trinitatis, der, in seinem gesammten Aussehen dem Fruchtträger einer Clavaria nicht unähnlich, eine vom Boden aus reichlich verzweigte Cyma bildet.

In der Jugend ist der gesammte Saprophyt in fast fertigem Zustande im Substrat verborgen; später tritt der Blüthenspross durch intercalare Streckung des Stengels an die Oberfläche. Sehr lehrreich war mir in dieser Beziehung ein junges Pflänzchen von Voyria tenella, welches ich durch Zufall bei Zerbröckelung eines morschen, im Walde aufgelesenen Holzstückchens im Innern desselben entdeckte. Fig. 6, Taf. XVI, zeigt dieses Exemplar in natürlicher Grösse; die beiden kleinen Sprosse, welche demnächst an die Oberfläche zu treten bestimmt sind, tragen an ihrem Ende bereits je eine Blütenknospe, die eine nickende Stellung einnimmt. Der Umstand, dass dieses Pflänzchen bei völligem Lichtabschluss aus dem winzigen Samen erwachsen konnte, beweist den saprophytischen Ernährungsmodus unwiderleglich[2]).

---

unrichtige Angabe, diese beiden Arten hätten zum Unterschiede von V. trinitatis alternirende Schuppen. Die Originalexemplare in Kew haben gleich den von mir gesammelten sämmtlich decussirte Schuppen.

1) Der Anlage nach ist die Verzweigung der Axe bei Voyria dichasisch (wie bei vielen Gentianeen), sie wird aber durch Unterdrückung des einen Achselsprosses monochasisch entwickelt.

2) Das Gleiche hat Reinke (l. c. p. 16 u. 28 und Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn; Sitzung vom 17. Febr. 1873) für Corallorhiza und Epipogon geltend gemacht.

II.

Ich gehe jetzt zur Schilderung der anatomischen Verhältnisse der westindischen Saprophyten über, wobei ich, um die Analogien im Bau der verschiedenen Species deutlicher hervortreten zu lassen, dieselben nicht successive, sondern, wie bisher, vergleichend unter Berücksichtigung der physiologisch-biologischen Gesichtspunkte abhandle. Ich beginne dabei mit dem für die Saprophyten wichtigsten und am eigenartigsten entwickelten Vegetationsorgan, nämlich der

A. Wurzel.

Schon aus einer flüchtigen Durchmusterung der beigegebenen Abbildungen Fig. 9—16, Taf. XVII, geht hervor, dass die Saprophyten in dem anatomischen Bau der Wurzel durchweg erhebliche Verschiedenheiten von dem Verhalten der grünen Gewächse aufweisen. Fig. 9 stellt die Wurzel von Burmannia capitata im Querschnitt dar, Fig. 10 das axile Gefässbündel in stärkerer Vergrösserung. Dieselben Abbildungen können mit nur unwesentlichen Aenderungen auch für Apteria setacea gelten. Die Figuren 11—13 bringen Querschnitte durch das Gefässbündel einer fleischig verdickten Wurzel von Wullschlaegelia zur Anschauung; die Schnitte sind in verschiedener (der Höhe der Ziffern in den Abbildungen entsprechender) Entfernung von der Wurzelspitze geführt worden, und zwar der in Fig. 11 dargestellte dicht unter der Insertion der Wurzel am Rhizom, der in Fig. 12 dargestellte durch die mittlere fleischige Partie, und der in Fig. 13 abgebildete durch den peitschenförmigen Anhang am Ende der Wurzel. Fig. 14 zeigt einen Querschnitt durch eine unverdickte, normal gebaute Wurzel derselben Pflanze. Die Wurzeln von Voyria trinitatis sind in Fig. 15 (15a, 15b), diejenigen von V. tenella in Fig. 16 (16a, 16b) dargestellt. V. uniflora verhält sich, was den Bau der Wurzel angeht, wie V. trinitatis.

Durch Einfachheit des Baues und durch sehr weitgehende Reduction der Gefässbündeltheile sind, wie aus den Abbildungen zu entnehmen, vor Allem die Wurzeln der Burmanniaceen ausgezeichnet. Auf eine persistirende Epidermis, deren Zellen hier und

da mit papillösen Hervorwölbungen (wohl den Rudimenten von Wurzelhaaren)[1]) versehen sind, folgen etwa drei Lagen weitlumiger Parenchymzellen, die im Querschnitt eine deutlich radiale Anordnung zeigen. Hierauf folgt nach innen eine sehr typisch entwickelte, stark verkorkte Endodermis, nach der Form der Membranverdickungen in die Kategorie der von Russow so genannten C-Scheiden gehörig. Die Zahl der die Endodermis bildenden Zellen scheint bei Burmannia capitata ausnahmslos zehn zu betragen; bei Apteria beobachtete ich auch geringere Zahlen. Das auch bei Wullschlaegelia wiederkehrende Vorkommen einer stark entwickelten Schutzscheide bei Gewächsen, die durch ihre Lebensweise an beständig feuchte Standorte gebunden sind, ist insofern vielleicht der Beachtung werth, als es mit der neuerdings von Schwendener[2]) ausgesprochenen Hypothese von der biologischen Bedeutung der Schutzscheide nicht vereinbar zu sein scheint; nach dieser Lehre müssten nämlich nur Pflanzen solcher Standorte, welche einen schroffen periodischen Wechsel von reichlichem Wasserzufluss und anhaltender Trockenheit ausgesetzt sind, mit einer stark verdickten Schutzscheide begabt sein. — Das im Innern der Endodermis eingeschlossene Gefässbündel zeigt einen äusserst einfachen, durch die weitgehendste Reduction aller Theile ausgezeichneten Bau. Es weist im Querschnitt im Ganzen 21 Elemente auf, von denen eines, welches die anderen an Weite etwas übertrifft, central gelegen ist, während die übrigen in zwei regelmässigen, concentrischen Ringen von je zehn um jenes gruppirt sind. Alle diese Elemente sind, wie die Behandlung mit Chlorzinkjod zeigt, verholzt; in der Längsansicht (nach erfolgter Maceration) erweisen sie sich sämmtlich als einfach getüpfelte, langgestreckte Tracheïden. Ist somit eine Zurückführung dieses Baues auf den Typus der gewöhnlichen Gefässbündel unmöglich — denn die Unterschiede von Pericambium, Grundgewebe, Holz- und Basttheilen sind hier spurlos verschwunden — so überrascht uns auf der anderen Seite die Aehnlichkeit der in Rede stehenden Wurzel-

1) Aehnliche Papillen sind auch an der Wurzelepidermis von Monotropa beobachtet worden; s. Kamienski: Les organes végétatifs du Monotropa Hypopitys L., Extr. des Mém. de la Soc. nationale des Sc. natur. et mathém. de Cherbourg, T. XXIV, 1882, p. 12.

2) Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, p. 57.

structur mit derjenigen einiger gleichfalls abnorm gebauter Wassergewächse. Die Abbildung Fig. 10 könnte beispielsweise mit ganz geringen Abänderungen auch für die Wurzel von Najas major gelten[1]). Kaum einem Zweifel kann es nun unterliegen, dass in beiden dieser Fälle die Reduction des Gefässbündels auf derselben biologischen Ursache beruht, nämlich auf der Verringeruug der Transpirationsgrösse und der sich daraus ergebenden Kleinheit der Ansprüche bezüglich der Wasserleitung.

In ganz anderer Weise als die Wurzeln der Burmanniaceen weichen die fleischig verdickten Wurzeln von Wullschlaegelia von dem gewöhnlichen Typus ab. Hier fällt es zwar nicht schwer, die einzelnen Theile des Gefässbündelcylinders auf ihre Homologa bei den normalen Wurzeln zurückzuführen; dagegen weist die Lagerung jener Theile unter einander hier einige merkwürdige Anomalien auf. Zum Verständniss derselben ist es aber zunächst nöthig, den Bau der fadenförmigen Wurzeln derselben Pflanze, die sich ganz dem gewöhnlichen Verhalten fügen, kennen zu lernen: Wie aus der Querschnittsansicht (Fig 14) hervorgeht, folgt auf eine frühzeitig ababsterbende Epidermis zunächst eine äussere, unverdickte Endodermis, darauf ein 4—5 schichtiges Rindenparenchym, ferner eine innere Schutzscheide mit C-förmigen Membranverdickungen, die an 5 den Xylemtheilen gegenüberliegenden Stellen durch unverdickte Durchgangszellen unterbrochen sind, und endlich ein pentarches, von einem einschichtigen Pericambium umgebenes Gefässbündel. In dem letzteren unterscheiden wir fünf schmale, aus dünnwandigem Gewebe bestehende Phloëmplatten, eingebettet in einen aus der Vereinigung von Grundparenchym und Holztheilen entstandenen, dickwandigen und verholzten Gewebekörper.

Dieser Bau, der für die fadenförmigen Wurzeln in allen ihren Theilen von der Insertion bis unter die Spitze zutrifft, erleidet nun bei den fleischig verdickten einige interessante Modificationen in Bezug auf das Gefässbündel. Während nämlich die Theile ausserhalb der inneren Endodermis sich in ihrer Structur von der Basis an gleich bleiben und nur das Rindenparenchym in der mittleren

1) Vergl. van Tieghem, Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires, Ann. des sc. natur., V. série, tome XIII, table VI, fig. 41.

Partie der Wurzel sich stärker entwickelt — wodurch eben die fleischige Beschaffenheit dieses Theiles bedingt ist — verändert sich — wie aus successiven Querschnitten hervorgeht — der Bau des Gefässbündels sammt demjenigen der Endodermis allmählich von der Basis nach der Spitze zu. In einem Querschnitt, welcher kurz hinter der Ansatzstelle der Wurzel am Rhizom geführt ist, finden wir ein pentarches oder hexarches Bündel von ganz normaler Structur, umgeben von einem Pericambium und einer stark verdickten Endodermis mit fünf oder sechs über den Xylemtheilen liegenden Durchgangsstellen. Ein Querschnitt durch die fleischige Partie bietet dagegen ein ganz anderes Bild dar: Dadurch nämlich, dass die radialen Xylemplatten des Bündels theilweise nach innen zurückgetreten sind, die angrenzenden Phloëmplatten aber sich seitlich ausgebreitet haben und mit einander in peripherische Verbindung getreten sind, ist aus dem ursprünglichen hexarchen Bündel anscheinend allmählich ein tetrarches oder triarches geworden, welches wegen der flach ausgebreiteten Gestalt der Phloëmplatten kaum noch in den radialen, sondern vielmehr in den concentrischen Typus hineinzugehören scheint. Die Schutzscheide, welche in dem organisch unteren Theile der Wurzel starke Membranverdickungen mit Durchgangsstellen aufwies, hat diese Structur in dem fleischigen Theil gleichfalls eingebüsst und besteht hier aus einer Lage unverdickter Zellen. In dem peitschenförmigen Anhang am Ende der Wurzel behält das Bündel den eben geschilderten, scheinbar triarchen Bau bei; die Schutzscheide aber ist hier wiederum stark verdickt und mit drei (nicht fünf oder sechs) sehr deutlich hervortretenden Durchgangsstellen versehen.

Der an den Wurzeln von Wullschlaegelia sich vollziehende Uebergang des radialen Gefässbündeltypus in den concentrischen ist vielleicht einer biologisch-phylogenetischen Erklärung fähig. Lassen wir nämlich die mehrfach [1]) ausgesprochene Hypothese gelten, dass der radiale Bündelbau der gewöhnlichen Wurzeln sich aus dem concentrischen (mit central gelegenem Gefässtheil) phylogenetisch durch Anpassung entwickelt habe, indem der damit gegebene directe Anschluss des Gefässtheiles an die Rinde sich als besonders zweck-

---

1) u. A. von Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, p. 234.

mässig für die Bedürfnisse der Wasserleitung erwies, so können wir uns vielleicht auch vorstellen, dass bei Wullschlaegelia der radiale Typus wieder in den ursprünglichen concentrischen zurückgeschlagen sei, als durch den Eintritt der saprophytischen Lebensweise die Bedürfnisse der Wasserleitung in den Hintergrund traten. Warum freilich in den fleischig verdickten Parthien mehr der concentrische, in den unverdickten Theilen mehr der radiale Bau zur Ausbildung kommt, muss vor der Hand dahingestellt bleiben.

Eine beachtenswerthe Analogie zu diesem Verhalten der Wullschlaegelia-Wurzeln ist übrigens auch bei der systematisch und biologisch nahe verwandten Neottia Nidus avis gegeben. Auch bei dieser Pflanze nimmt nach Drude[1]) ein engmaschiges Phloëm die Peripherie des Wurzelstranges ein, während das Xylem mehr nach innen gerückt erscheint und zahlreiche, zwar noch radial gestellte, aber nicht bis zur Endodermis reichende Gruppen bildet. Das Centrum des Stranges bietet hingegen bei Neottia ein von Wullschlaegelia verschiedenes Aussehen dar, weil daselbst ein dünnwandiges, reichlich stärkeführendes Parenchym sich vorfindet.

Die Wurzeln der Voyria-Arten sind, wie die bereits citirten Abbildungen zeigen, gleichfalls abnorm und zwar wiederum concentrisch gebaut. Durch die Unvollkommenheit ihrer Gewebedifferenzirung und die weitgehende Reduction ihres Gefässbündels schliessen sie sich mehr den Wurzeln der saprophytischen Burmanniaceen als denen der Orchideen an. Den einfachsten Bau unter den drei untersuchten Arten zeigt Voyria tenella. Auf eine niedrige Epidermis folgt im Querschnitt zunächst eine ein- bis zweischichtige Lage flacher Hypodermazellen, darauf ein weitlumiges Rindenparenchym, eine unverdickte Endodermis und im Innern derselben ein stark reducirtes Gefässbündel, welches aus ein paar central gelegenen Ring- oder Schraubengefässen und aus unregelmässig um dasselbe gruppirten dünnwandigen Elementen (Cambiformzellen und unvollkommen ausgebildeten Siebröhren) von verschiedenster Weite des Lumens sich zusammensetzt. Alle Elemente des Querschnitts, von der Epidermis zu den central gelegenen Gefässen, bestehen, wie ihre

1) Die Biologie von Neottia Nidus avis und Monotropa Hypopitys, Göttingen 1873, p. 10 und Taf. II, Fig. 7.

Blaufärbung bei Behandlung mit Chlorzinkjod zeigt, aus unveränderter Cellulose; von einer physikalisch-chemischen Differenzirung der Zellhäute ist — wenn wir von der sehr zarten, die Oberfläche bekleidenden Cuticula absehen — nirgends etwas zu bemerken. Im Gefässbündel ist auch jede rein anatomische Differenzirung von Holz- und Baststrahlen verloren gegangen und damit die Entscheidung der Frage, ob die in Rede stehende Wurzel aus einer diarch oder triarch gebauten sich entwickeit hat, unmöglich geworden.

Die Wurzeln der beiden anderen Voyria-Arten sind durch eine etwas reichlichere Ausbildung der Gefässbündeltheile vor denen der letztgenannten Species ausgezeichnet. Die Endodermis, welche unregelmässig um das Bündel herumläuft, weist zum Unterschiede von V. tenella verkorkte (aber ebenfalls unverdickte) Wände auf. Dasselbe gilt von der unter der Epidermis liegenden eine bis zwei Zellen starken Peridermlage. Die Mitte des Bündels durchziehen etwa 6 Gefässe (oder Tracheiden), deren Wandungen verholzt sind und an zwei gegenüberliegenden Stellen an der Peripherie finden sich in der Regel noch je ein oder zwei isolirte, aus reiner Cellulose bestehende Tracheiden, welche vielleicht auf eine ursprünglich diarche Natur des Bündels schliessen lassen. Die übrigen Elemente sind wie bei V. tenella unverdickte Cambiformzellen.

Dass die Reductionen im Bau der Voyria-Wurzeln sich in derselben Weise biologisch erklären lassen wie die für die übrigen Saprophyten geschilderten Anomalien, bedarf nur dieses Hinweises. Von Interesse dürfte auch der Umstand sein, dass der einzige dikotyle Saprophyt unserer Flora, nämlich Monotropa, sich im Bau der Wurzel der Gattung Voyria bis zu gewissem Grade analog verhält. Auch bei jener Pflanze ist nach Drude[1]) und Kamienski[2]) der axile Wurzelcylinder durch grosse Unregelmässigkeit in der Anordnung und Entwicklung der einzelnen Gewebearten ausgezeichnet. Die Xylemgruppen, deren nach Kamienski ursprünglich drei oder vier vorhanden zu sein pflegen, so dass man die Wurzel als triarch bezw. tetrarch zu bezeichnen hätte, sind in einem dünnwandigen Gewebe unregelmässig zerstreut; im fertigen Zustande findet man

1) l. c. p. 42 und Taf. III, Fig. 14.
2) l. c. p. 11 ff und Taf. I, Fig. 8 sowie Taf. II, Fig. 2.

meist noch mehrere, secundär gebildete Tracheiden, welche oft ganz vereinzelt mitten im Phloëm liegen. Eine deutliche Abgrenzung von Holz, Bast, Grundgewebe und Pericambium ist bei Monotropa ebenso wenig wie bei Voyria zu finden.

Erwähnt mag ferner werden, dass auch das centrale Bündel im Wurzelrudiment von Corallorhiza einen sehr reducirten histologischen Bau aufweist, welcher, wie schon Reinke[1]) bemerkt, in hohem Grade an die Wurzelstruktur mancher Wasserpflanzen (wie Callitriche, Hippuris, Elodea, Najas, Lemna) erinnert[2]).

Als einer biologisch nicht unwichtigen Erscheinung ist an dieser Stelle endlich noch des constanten Vorkommens eines parasitischen Pilzes im Grundgewebe der Voyria-Arten Erwähnung zu thun. Wie aus Fig. 15a u. b sowie 16b ersichtlich, sind die Zellen des genannten Gewebes im fertigen Zustande fast völlig von einem dicht verflochtenen Mycel eines (nicht näher bestimmbaren) Pilzes erfüllt. Durch Untersuchung verschiedener Altersstadien liess sich feststellen, dass der Pilz stets schon in den jüngsten Theilen des Rindenparenchyms vorhanden ist und in demselben bis in's späteste Alter der Zellen fortvegetirt, anscheinend ohne dieselben in ihren Functionen zu stören oder in ihrer Entwicklung zu hemmen. In älteren Wurzeln finden sich, besonders bei V. trinitatis und uniflora, neben den Pilzfäden noch rundliche, braune Klumpen einer mit zahlreichen Krystallen vollständig durchsetzten Substanz, welche wohl als Desorganisationsproduct des Zellinhalts und der ältesten, allmählich verquellenden Hyphen zu betrachten ist. Ueber die chemische Natur jener (an Alkoholmaterial beobachteten) Krystalle, welche doppelbrechend sind und sich gegen angewandte

1) l. c. p. 9.

2) Interessant ist auch die Aehnlichkeit der Wurzelanatomie von Voyria mit derjenigen eines parasitischen Gewächses, der Lathraea Squamaria. Bei der letzteren Pflanze ist nach H. Krause (Beiträge zur Anatomie der Vegetations-Organe von Lathraea Squamaria L., Inaug.-Diss., Breslau 1879) die Endodermis zuweilen mehrschichtig, wie bei V. trinitatis (siehe unsere Abbild.). Das Pericambium bildet keine zusammenhängende distincte Schicht. Der Centralcylinder älterer Wurzeln ist concentrisch gebaut, so zwar, dass das Xylem von dem Phloëm mantelförmig umgeben wird (p. 8). „Höchst merkwürdig ist auch das Auftreten völlig isolirter, sehr zarter Spiralgefässe in der Phloëmzone nahe der Endodermis“ (p. 10).

Reagentien sehr indifferent verhielten, konnte nichts Genaueres ermittelt werden. Diejenigen Zellen, in welchen derPilz besonders üppig vegetirt, sind, wie gesagt, die Rindenparenchymzellen; in der Epidermis und den Elementen des Gefässbündels kommt er nur ausnahmsweise und meist nur kurz vor dem Tode der betreffenden Wurzel zu reichlicher Entwicklung. Hingegen findet sich auch auf der Aussenfläche der Wurzeln ein spinnwebeartiges Mycel, welches mit dem in der Rinde vegetirenden durch einzelne Epidermiszellen hindurch in Verbindung steht. Auch gelangen die Hyphen aus den Wurzeln nicht selten in's Rhizom und selbst in den Blüthenschaft, wo sie dann ebenfalls vorwiegend in den Rindenzellen vegetiren.

Das constante Auftreten eines Parasiten in den Wurzeln dreier Pflanzenarten, von denen zwei auf einer anderen Insel leben als die dritte, gewinnt dadurch noch an Merkwürdigkeit, dass dieselbe Erscheinung auch bei mehreren unserer einheimischen Saprophyten vorkommt. Bei Neottia und in ähnlicher Weise bei vielen anderen Orchideen sind nach Drude[1]) zwei anatomisch scharf bestimmte Zellschichten im Parenchym der Wurzel und des Rhizoms constant mit einem braunen Pilzmycel erfüllt. Drude glaubt hieraus sowie aus dem chemischen Verhalten des Zellsaftes jener Zellen folgern zu können, „dass hier die stärkste Circulation der organischen Bodensubstanzen stattfindet; denn da viele Pilze gleich der Neottia saprophytisch sind, so werden sie an Stellen, wo, wie in der Neottia-Wurzel, ein so starker Zufluss ihres Nährmittels stattfinden muss, sehr gut gedeihen können, und es wird ihr Mycelium beim Fortwachsen der Wurzelspitze sich in all den Zellen verbreiten, welchen die Funktion des Anziehens und Verarbeitens des Bodensaftes am stärksten zufällt.“[2]) Wie bei Neottia finden sich nach Reinke[3]) auch bei Corallorhiza in den Rindenzellen des Rhizoms knäuelförmig zusammengeballte Pilzmycelien. Bei Monotropa sind nach Kamienski[4]) die Wurzeln ebenfalls constant von einem Pilz befallen; derselbe lebt aber nicht, wie bei den Orchideen, parasitisch

1) l. c. p. 8, 10, 11, 26, 27.
2) l. c. p. 27.
3) l. c. p. 9.
4) l. c. p. 34, 37 etc.

im Innern der Gewebe, sondern umgiebt die Wurzeln nur äusserlich in Form einer dichtgeflochtenen, pseudoparenchymatischen Scheide, welche namentlich an den jüngsten, in lebhafter Entwicklung begriffenen Theilen sich üppig entwickelt. Kamienski misst dieser Scheide eine eigenthümliche Bedeutung in Bezug auf die Ernährung der Monotropa bei; er glaubt nämlich, dass sie der letzteren physiologisch die Wurzelhaare ersetze, indem die von ihr ausgehenden Pilzfäden nicht allein in den Boden, sondern auch in lebende Baumwurzeln eindrängen und von dort aus die nöthigen Nährstoffe der Monotropa-Wurzel zuführten. Da auf der anderen Seite auch der Pilz von den Wurzeln der Monotropa Nutzen ziehe — denn dieselben bieten ihm „ein bequemes Substrat“ (une base commode[1]), für sein Wachsthum dar — so sei eine Art Symbiose zwischen den beiderlei Pflanzen gegeben, welche „das überraschendste Beispiel für ein auf Gegenseitigkeit gegründetes Consortium zweier pflanzlicher Organismen“[2]) sei.

Meine eigenen, oben geschilderten Beobachtungen an Voyria, zu denen ich noch hinzuzufügen kann, dass ich auch bei den übrigen, von mir untersuchten Saprophyten zwar nicht stets, aber sehr häufig Pilzmycelien in und an den Wurzeln gefunden habe, glaube ich nun sehr wohl zu Gunsten der Drude'schen Ansicht deuten zu können, wonach das Vorhandensein des Mycels an jenen Orten auf einen dorthin stattfindenden, aussergewöhnlich reichlichen Zufluss von organischen Nährstoffen hinweist. Hiermit wäre denn in der That eine neue, wenn auch indirecte Bestätigung der saprophytischen Lebensweise unserer Pflanzen erbracht. Ob aber andererseits die Anschauungen Kamienski's über die Symbiose der Monotropa mit dem Pilzmycel sich angesichts der übrigen behandelten Fälle werden halten und auf die letzteren übertragen lassen, muss ich vor der Hand dahingestellt lassen.

B. Der Spross.

Die Structur der Rhizome und Blüthenschäfte der westindischen Saprophyten weist zwar nicht so auffallende Abnormitäten wie die

1) l. c. p. 33.
2) l. c. p. 37.

Anatomie der Wurzeln, aber dennoch mehrere beachtenswerthe Eigenthümlichkeiten auf, welche offenbar durch den Mangel des Laubes als des Assimlations- und Transpirationssystems bedingt sind.

Für die Epidermis ist die gänzliche Abwesenheit von Spaltöffnungen an allen Blatt- und Stengelorganen mit Einschluss der Blüthentheile charakteristisch. Die gleiche Eigenthümlichkeit gilt bekanntlich auch für Neottia und Monotropa, während Epipogon merkwürdiger Weise am Rhizom vereinzelte Stomata aufweist[1]).

Das mechanische System des Stammes beschränkt sich auf den einfachen sklerotischen Ring, an dessen Innenseite sich die Gefässbündel anlehnen. Von diesem Verhalten macht nur Voyria tenella eine Ausnahme: bei diesem merkwürdigen Saprophyten, welcher vielleicht die hochgradigste Reduction aller anatomischen Verhältnisse aufweist, ist nämlich — ein bei grünen Phanerogamen unerhörter Fall — überhaupt jede Ausbildung specifisch mechanischer Zellen unterblieben. Das gesammte Zellhautgerüst des Stammes, selbst mit Einschluss der Gefässbündel — denn auch die wenigen vorhandenen Gefässe sind von sehr zarter Constitution — setzt sich aus sehr dünnen Wandungen zusammen, welche überdies ganz und gar aus reiner Cellulose bestehen (vergl. die Querschnittsabbildungen Fig. 27 u. 28 sowie das oben über die Wurzeln Gesagte). Den geringen mechanischen Bedürfnissen des Stengels wird in ähnlicher Weise wie bei dem Stämmchen der Laubmoose einfach dadurch Rechnung getragen, dass die Zellen der Rinde nach der Peripherie zu allmählich kleiner werden.

Die Anordnung und Stärke des sklerotischen Ringes, welcher sich bei den übrigen fünf Arten findet, veranschaulichen die auf den Blüthenschaft bezüglichen Figuren 17 (Apteria), Fig. 19 (Burmannia), Fig. 21 (Wullschlaegelia), Fig. 29 (Voyria uniflora), Fig. 30 (Voyria trinitatis). Man ersieht hieraus, dass die monocotylen Burmanniaceen und Orchideen in ihren mechanischen Einrichtungen sich nicht wesentlich von der dicotylen Gattung Voyria unterscheiden. Dieselben einfachen Verhältnisse finden sich übrigens auch bei Neottia und Monotropa wieder.

Für das mechanische System der Rhizome gilt bekanntlich im

1) Siehe de Bary, Vergleichende Anatomie etc., p. 49.

Allgemeinen die Regel, dass dasselbe nebst den sich anlehnenden Gefässbündeln mehr nach dem Centrum gerückt erscheint als in den oberirdischen Stammtheilen. Für unsere Saprophyten trifft dieses Verhältniss jedoch nur bei den Burmanniaceen (Fig. 20) und bei Wullschlaegelia (Fig. 24) zu. Hier findet sich auch entsprechend dem mehr wurzelähnlichen Bau eine deutlich ausgebildete Endodermis, welche aus C-förmig verdickten Zellen bestehend rings um den mechanischen Ring herumläuft (siehe besonders Fig. 25, die gesammte centrale Gefässbündelregion von Wullschlaegelia nebst der Endodermis in starker Vergrösserung darstellend; bei derselben Pflanze findet sich auch, wie Fig. 26 zeigt, eine sehr schön ausgebildete äussere Endodermis). In dem fleischigen Rhizom von Voyria trinitatis hingegen hat der mechanische Ring in demselben Verhältniss wie das ganze Organ an Umfang zugenommen, während er gleichzeitig in der Dicke bedeutend reducirt worden ist (Fig. 32).

Zahl und Anordnung der Gefässbündel im Rhizom und Stamm sind aus den Fig. 17—32 zu entnehmen. Bei den Burmanniaceen (Fig. 17) legen sich sämmtliche, in grosser Anzahl vorhandenen Stränge der Innenseite des sklerotischen Ringes an und sind demselben theilweise eingebettet, während bei Wullschlaegelia (s. Fig. 31) ausser den 12 bis 15 ringförmig angeordneten Strängen noch zwei bis drei starke Bündel im „Mark“ verlaufen. In jede Schuppe von Burmannia, Apteria und Wullschlaegelia tritt ein einziges Bündel als Blattspur ein.

Von den Voyria-Arten verhalten sich zwei, nämlich V. uniflora und trinitatis, von der dritten verschieden. Ein Querschnitt durch die Mitte eines Internodiums der erstgenannten Arten (s. Fig. 29) zeigt uns innerhalb des mechanischen Ringes sechs weit von einander getrennte Bündel in einem Kreise oder Sechseck angeordnet. Von diesen Strängen treten nun in dem nächst oberen Knoten zwei einander diametral gegenüberliegende als Blattspuren in die beiden gegenständigen Schuppen ein, während zwei andere, ebenfalls opponirte sich bereits eine kurze Strecke weit unterhalb dieses Knotens gabeln, daselbst die Zahl 6 auf 8 erhöhen und nach Austritt jener im nächst oberen Internodium zusammen mit den beiden unverändert gebliebenen Strängen die Sechszahl wieder herstellen. Die letztgenannten beiden Bündel, welche weder im vorigen Knoten

ausgetreten sind noch sich unterhalb desselben gegabelt haben, sind sodann die Blattspuren des nächst oberen Schuppenpaares.

Die Einfachheit dieses Gefässbündelverlaufes wird noch übertroffen durch wie bei Voyria tenella gegebenen Verhältnisse. Hier verlaufen nur vier im Quadrat angeordnete, kleine Bündel durch die ganze Länge des Internodiums. Im Knoten spalten sich dieselben sämmtlich und die beiden vor einer Schuppe liegenden Paare geben von ihren vier Aesten je zwei, die sich alsbald vereinigen, an die zugehörigen Schuppen als Blattspur ab. Im nächsten Internodium sind auf diese Weise wieder vier Bündel vorhanden, die dann in zwei mit jenen alternirenden Paaren die Blattspuren für das folgende Schuppenpaar liefern. Wir haben hier also einen Bündelverlauf von einer Einfachheit, wie er bei anderen Landpflanzen mit decussirten Blättern meines Wissens noch nicht zur Beobachtung gelangt ist.

Der histologische Bau des Gefässbündels weist bei den verschiedenen Gattungen wenig Uebereinstimmung auf. Die Burmanniaceen haben kleine, rudimentäre Stränge, welche bei Apteria (s. Fig. 17 u. 18) ganz, bei Burmannia zum grössten Theile verholzt sind. Dort finden sich neben ein paar Gefässen und Tracheiden nur wenige, dünnwandige Holzzellen, hier ausserdem noch eine kleine Phloëmgruppe, die sich wenig deutlich gegen die übrigen Theile abhebt.

Die grösseren Stränge im Stamm von Wullschlaegelia (Fig. 22) sind im Vergleich mit den Bündeln aller anderen Saprophyten sehr vollständig und normal gebaut. Holz- und Basttheil sind in Lage und Ausbildung deutlich von einander geschieden und das gesammte Bündel noch von einer verholzten Parenchymscheide (die mit s bezeichneten Zellen der Zeichnung) umgeben. Die kleineren und kleinsten Bündel (Fig. 23) sind auf eine Phloëmgruppe und ein paar wohl als Scheide aufzufassende Zellen reducirt.

Die Gefässbündel von Voyria trinitatis und uniflora (Fig. 31) zeigen im fertigen Zustande eine concentrische Structur. Der in der Mitte gelegene Xylemtheil weist einige enge Ring- und Schraubengefässe und mehrere weitlumige, sehr schön entwickelte Netztracheïden auf. Die peripherischen Theile bestehen aus dünnwandigem Cambiform, welches nach der Peripherie zu in scheiden-

artige Zellen übergeht. Siebröhren sind nur in geringer Anzahl und wenig typischer Ausbildung anzutreffen.

Auf einer noch niedrigeren Stufe der Differenzirung steht das Bündel von Voyria tenella (Fig. 28). Hier liegen im Centrum nur drei oder vier englumige Gefässe, deren Wände sich mit Chlorzinkjod blau färben. In der Regel ist zwischen diesen Elementen auch ein Luftraum kenntlich. Rings um den primitiven Xylemtheil ist das Phloëm angeordnet, welches nach aussen durch Vermittelung scheidenartiger Zellen in das Grundgewebe übergeht.

Ueber das Rinden- und Markparenchym im Stamm der Saprophyten ist wenig zu sagen. Es besteht bei allen sechs Arten aus weitlumigen Zellen, die nach der Peripherie zu allmählich kleiner zu werden pflegen. Bei Voyria uniflora verschwindet im Alter das Mark und der Blüthenschaft wird hohl. Ueber die geformten Inhaltsbestandtheile der Zellen (Chromatophoren und Stärke) ist bereits im Eingang das Nöthige mitgetheilt worden. Secretbehälter finden sich nur bei Wullschlaegelia in Form von schleim- und raphidenführenden Zellen. In besonders grosser Anzahl sind dieselben in den peripherischen Theilen der Rinde des Rhizoms zu finden; aber auch in den Wurzeln und Blüthentheilen kommen sie vor.

III.

Wie die Gattungen Burmannia, Apteria, Wullschlaegelia und Voyria im Bau ihrer Vegetationsorgane nicht unerhebliche Abweichungen von dem Verhalten der grünen Gewächse und viele Analogien mit den europäischen Humusbewohnern aufweisen, so zeigen sie auch manche Eigenthümlichkeiten und Analogien im Bau ihrer generativen Organe, in der Entwicklung der Samenknospe und des Embryos.

Sowohl Monotropa und Neottia nebst den übrigen grünen und nichtgrünen Orchideen, welche allesammt mehr oder weniger saprophytisch zu leben scheinen, als auch die eigentlichen Parasiten

haben bekanntlich sehr zahlreiche und sehr kleine Samen mit rudimentär entwickelten Embryonen.

Die biologische Erklärung dieser Thatsache ist nicht schwer zu finden und in der That schon öfters gegeben worden. Für das Aufkommen der Keimpflanzen jener Gewächse genügt es nicht, sagt G. Haberlandt[1]), „wenn die auf dem Erdboden verstreuten Samen blos unter günstige Keimungsbedingungen gelangen. Hier tritt noch eine weitere Bedingung hinzu: für die Schmarotzerpflanzen die unmittelbare Nähe eines geeigneten Wirthes: für die Humusbewohner die Aussäung auf geeignetes Substrat; Bedingungen, die um so schwerer erfüllt werden, je mehr der Same seinen Aufgaben nachkommt und sich vom Standorte der Mutterpflanze so weit als möglich entfernt. Wenn nun diese Bedingungen nicht erfüllt sind, dann wird selbst der grösste Reichthum an Reservestoffen nutzlos. Sind sie es aber, so wäre er bald überflüssig. Und weil nun derart die Chancen einer gedeihlichen Fortentwickelung um ein Bedeutendes verringert werden, muss die Pflanze bei fast vollständiger Ausserachtlassung des Schutzes der Keimpflänzchen eine aussnehmend hohe Anzahl von Samen produciren."

Die uns vorliegenden Saprophyten-Species schliessen sich der bezeichneten Regel im Allgemeinen an: Sie haben durchweg sehr zahlreiche und sehr kleine Samen mit unvollkommen entwickelten Embryonen. Im Einzelnen liegen aber die embryologischen Verhältnisse in den drei Familien so verschieden, dass wir dieselben im Folgenden von einander getrennt behandeln müssen.

A. Burmannia und Apteria.

Die Entwickelung des Embryos der Burmanniaceen ist in einem jüngst erschienenen kleinen Aufsatz von M. Treub[2]) in den wesentlichsten Punkten klargestellt worden. Während man bisher fast allgemein den Burmanniaceen endospermlose Samen und einen embryo indivisus zuschrieb und demgemäss die Familie im System

1) l. c. p. 43.

2) Extrait des annales du jardin botanique de Buitenzorg, vol. III, p. 120 bis 122 und Taf. XVIII, Leyden 1883.

den Orchideen anzuschliessen pflegte, wies Treub an Gonyanthes candida und Burmannia javanica zum ersten Male nach, dass das bisher als Embryo aufgefasste Gewebe das Endosperm darstellt und dass in dem oberen Theil desselben sich ein kleiner, ganz rudimentärer Embryo vorfindet; die Burmanniaceen gehören mithin gar nicht in die Verwandtschaft der Orchideen, sondern sind vielmehr in die Nähe der Taccaceen zu setzen, wohin sie auch aus anderen Gründen von mehreren Botanikern gebracht worden sind.

Obwohl nun mit diesen Befunden meine eigenen Beobachtungen in der Hauptsache übereinstimmen, halte ich doch die Wiedergabe derselben an dieser Stelle nicht für überflüssig, da ich die Angaben Treub's in manchen Punkten vervollständigen und einiges Neue über den Bau der Samen hinzufügen kann.

In Fig. 33—37, Taf. XVIII sind die wichtigsten Entwicklungsstadien des Samens von Burmannia capitata zusammengestellt. Dieselben fügen sich, wie man sieht, ohne Weiteres dem für die meisten Monocotylen gültigen Schema. Das Ovulum ist anatrop und mit zwei Integumenteu versehen, von denen jedes aus einer doppelten Zellschicht besteht, das äussere jedoch auf der Seite des Funiculus nicht entwickelt ist. Der jugendliche Nucellus besteht aus einer centralen Zellreihe und einer einschichtigen peripherischen Zelllage. Die Embryosackmutterzelle geht aus der direct unter dem Scheitel gelegenen Zelle der axilen Reihe hervor; ihre unterste Tochterzelle zweiten Grades wird zum Embryosack und verdrängt die oberen, welche in der bekannten Weise die dem Embryosack aufsitzende Kappe liefern (Fig. 33). In späteren Stadien ist diese Kappe meist vollständig verschwunden. Auch die peripherische Zellschicht des Nucellus wird von dem wachsenden Embryosack verdrängt mit Ausnahme von erstens einer kleinen Gruppe am Scheitel, die ein „Nucellarpolster“ [1]) über dem Ei-Apparat bildet und zweitens der den Grund des Nucellus einnehmenden Zellen, welche bis zur völligen Reife des Samens erhalten bleiben und sich sogar noch durch nachträgliche Zelltheilungen zu vermehren scheinen. Die Anlage des Ei-Apparates und der Gegenfüsslerinnen erfolgt durch die typischen,

1) S. über ähnliche Vorkommnisse bei anderen Pflanzen Strasburger: Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1877.

von Strasburger ermittelten Zellkerntheilungen; es sind zwei Synergiden und ein Ei vorhanden (Fig. 34). Die Antipoden sind klein und ihre gegenseitigen Grenzen oft nur schwer oder gar nicht kenntlich; in einigen Fällen glaubte ich feststellen zu können, dass nur ein einziger Zellkern vorhanden war, der den ganzen Antipoden-Apparat vertrat und wohl aus der Verschmelzung von dreien entstanden war. Die Vereinigung der überzähligen beiden Kerne zum secundären Embryosackkern war aus dem häufig zu beobachtenden Vorkommen von bisquitförmigen Zwillingsgestalten mit doppeltem Kernkörperchen mit hinreichender Sicherheit zu entnehmen.

Die Bildung des Endosperms nach erfolgter Befruchtung vollzieht sich in der normalen Weise durch mehrmalige Theilung des Embryosackkerns und darauf folgende freie Zelltheilung. Die Zahl der überhaupt gebildeten Endospermzellen ist eine sehr geringe; in Innern führen sie körnige Reservestoffe, unter Anderem Stärke, die Wände sind ziemlich stark verdickt.

Am Scheitel des Endosperms liegt, in demselben eingebettet, der ungegliederte, wenigzellige Embryo. Die Configuration der Zellwände in seinem Innern ist aus Fig. 36, Taf. XVIII ersichtlich: Man unterscheidet zwei Stockwerke, von denen sowohl das obere als das untere durch eine Längswand halbirt, das letztere ausserdem noch durch eine senkrecht dazu gestellte, ebenfalls longitudinale Wand (in der Ebene der Zeichnung) getheilt, also in vier Tochterzellen zerlegt worden ist. In jeder dieser vier Tochterzellen ist noch je eine perikline, uhrglasförmige Wand aufgetreten, so dass der Embryo im Ganzen aus zehn Zellen besteht.

Die durch ihren dichten Inhalt von den Integumentzellen, durch ihre Kleinzelligkeit und dunkle Färbung von dem Endosperm sich abgrenzende Zellgruppe am Grunde des Nucellus erscheint im reifen Samen als ein kleines, kegelförmiges Anhängsel des Endosperms; sie ist aber nicht, wie Treub vermuthet, ein differenzirter Theil des Endosperms selbst, sondern ein Rest des Nucellargewebes. Eine merkwürdige Ausbildung erfährt die im äussersten Grunde des Embryosacks (an der Stelle der früheren Antipoden) gelegene Endospermzelle. Diejenige Wand dieser Zelle nämlich, welche an den kegelförmigen Nucellaranhang angrenzt, ist mit eigenthümlichen, zapfenförmigen oder corallenartig verzweigten Zellstoffvorsprüngen

besetzt, welche den Zellinhalt durchsetzend bis fast an die gegenüberliegende Wand reichen (s. Fig. 36 und 37, wovon die erstere einen schief geführten, die letztere aber einen genau medianen Längsschnitt des Samens darstellt).

Ob diesem Gebilde, ebenso wie dem kegelförmigen Nucellarfortsatz, vielleicht eine physiologische Bedeutung zukommt, vermag ich nicht zu entscheiden, halte es aber nicht für ausgeschlossen, dass der gesammte Apparat bei der Keimung irgend eine Rolle spielt.

Die Samenknospe von Apteria setacea ist derjenigen von Burmannia capitata durchaus analog gebaut (s. die Figuren 38—42, Taf. XVIII). Die differenzirte Zelle am Grunde des Endosperms erscheint hier in ihrem gesammten Inhalt gleichmässig längsgestreift; das Protoplasma ist anscheinend ganz in Cellulose oder eine derselben nahestehende Substanz übergegangen, von dem Zellkern ist noch ein undeutlicher Rest übrig geblieben. Die Eizelle, deren Entwicklung zum Embryo ich durch alle Stadien deutlich verfolgen konnte (s. Fig. 39—41), wird durch zwei Quertheilungen in drei Stockwerke zerlegt; nachdem sodann die unterste Zelle noch eine Längstheilung erfahren hat (die zuweilen auch bei einer blossen Theilung des Zellkerns — s. Fig. 41 — stehen bleibt), ist die Entwicklung des Embryos im Samen abgeschlossen.

Die Embryonen von Burmannia javanica und Gonyanthes candida, welche von Treub beobachtet wurden, stimmen in allen Einzelheiten mit denjenigen von Apteria setacea überein. Von den fünf bis jetzt untersuchten Burmanniaceen hat also Burmannia capitata die am weitesten entwickelten Embryonen. Dieselben bestehen nicht wie jene aus 3—6, sondern aus 10 Zellen!

B. Wullschlaegelia.

Die Gattung Wullschlaegelia weist in ihrer Embryologie keinerlei Eigenthümlichkeiten auf, die ihr nicht als Mitglied der Orchideenfamilie (einer fast durchweg dem Saprophytismus zugeneigten Gruppe) überhaupt zukämen. Ich kann mich daher darauf beschränken, auf die beigegebenen Abbildungen des reifen Samens und des ungegliederten Embryos hinzuweisen (Fig. 43 u. 44, Taf. XVIII) und alsbald zu der letzten der hier abzuhandelnden Gattungen übergehen, nämlich

C. Voyria.

Die Samenknospen von Voyria trinitatis sind, was ihre äussere Gestalt anlangt, von denjenigen der beiden anderen Species recht verschieden gebaut. Erstere sind eiförmige Gebilde mit einem relativ kurzen Stiel und abgerundetem Scheitel; letztere sind schmal, fast haarförmig, an beiden Enden lang geschwänzt, im gesammten äusseren Ansehen den Samenknospen der Orchideen ähnlich. In den wesentlichsten, entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen stimmen jedoch die drei Arten hinreichend mit einander überein, um sie in Folgendem zugleich abhandeln zu können; ich ziehe diese letztere Darstellungsweise auch aus dem Grunde vor, weil ich die Entwicklungsreihe nicht immer ununterbrochen bei derselben Species verfolgen konnte und einige (übrigens nicht wesentliche) Lücken durch Hinzuziehung einer der beiden anderen Arten ausfüllen musste.

Die ersten Anfänge der Ovularanlagen, welche ich auffinden und deren Struktur ich deutlich ermitteln konnte, sind in Fig. 45, Taf. XVIII abgebildet. Das gesammte Ovulum scheint aus einer einzigen Epidermiszelle der Placenta und einer oder zwei darunter liegenden Zellen, die sich indessen nur an dem Aufbau des Trägers betheiligen dürften, hervorzugehen. Die Aufeinanderfolge der Zellwände in sehr jungem Zustande der Anlage ist bis zu gewissem Grade constant. Die Epidermiszelle wird zunächst durch eine uhrglasförmige Längswand in zwei Theile von ungleicher Grösse zerlegt und die grössere der beiden Tochterzellen sodann noch zweimal durch ähnlich gestellte Wände getheilt (die letzteren Theilungen sind, weil nur in einer Scheitelansicht des Ovulums sichtbar, aus der Zeichnung nicht zu ersehen). Es folgen darauf weitere Zelltheilungen, bei denen eine bestimmte Regel in der Richtung der Wände nicht mehr ersichtlich ist, die Ovularanlage nimmt die in Fig. 46 abgebildete, eiförmige Gestalt an und lässt kurz darauf in ihrem Innern eine durch Grösse und Inhaltsbeschaffenheit sich deutlich abhebende Zelle erkennen (Fig. 47). Diese Zelle, etwa zwei Zellschichten tief unter dem Scheitel des Ovulums gelegen, ist die Embryosackmutterzelle. Sie theilt sich demgemäss zunächst durch eine transversale Wand in zwei Tochterzellen (s. Fig. 48, ebenso Fig. 49, welche letztere dasselbe Ovulum im optischen Querschnitt

darstellt), die je eine weitere Quertheilung erfahren (s. Fig. 50, auch Fig. 51—54, woselbst die Theilungen der Embryosackmutterzelle bei sehr starker Vergrösserung wiedergegeben sind). Von den bei der letzteren Theilung gebildeten Wänden weicht die untere nicht selten von der normalen Querrichtung mehr oder minder ab; in dem in Fig. 54 dargestellten Fall nimmt sie sogar eine longitudinale Stellung ein.

Die oberste der vier Tochterzellen der Embryosackmutterzelle wächst zum Embryosack heran, wobei sie sowohl ihre drei Schwesterzellen als auch die seitlich von ihr gelegenen Zellen der Samenknospe bis auf die äusserste die Wand der letzteren bildende Zellschicht verdrängt und resorbirt (s. Fig. 55).

Die von dem Stadium des primären Embryosackkerns an bis zur Anlage des Ei-Apparates und der Antipoden sich im Embryosack abspielenden Vorgänge habe ich vollständig nur bei V. uniflora beobachtet und die bezüglichen Abbildungen in Fig. 56—59 zusammengestellt. Die Antipoden sind bei dieser Species nicht, wie gewöhnlich, im äussersten Grunde des Embryosacks, sondern in mittlerer Höhe desselben inserirt (Fig. 59). Bei V. trinitatis liegen entsprechend der grösseren Breite des Embryosacks, den drei kleine Zellen nicht überbrücken könnten, die Antipoden an ihrem normalen Platze, d. i. am äussersten Ende (Fig. 60).

Die beiden dem Innenraum des Embryosacks zufallenden Zellkerne verharren lange gesondert, ehe sie zum secundären Embryosackkern verschmelzen (Fig. 60). Häufig beobachtete ich an Stelle des einen bezw. der zwei normaler Weise vorhandenen Kerne deren sechs bis acht, welche in einer an feinen Fäden im Innenraum suspendirten Plasmamasse eingebettet lagen. Es erscheint mir in hohem Grade wahrscheinlich, dass die überzähligen unter diesen Kernen einer abnormen Vermehrung der Gegenfüsslerinnen ihren Ursprung verdankten. Kommt doch der gleiche Fall auch anderwärts, beispielsweise bei den Orchideen, nicht selten vor[1]).

In dem bisher geschilderten Verlauf der Entwicklung sind zwei Erscheinungen als besonders merkwürdig und abnorm hervorgetreten.

1) S. E. Strasburger: Neue Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen etc., 1884, p. 234.

Erstens ist die Bildung eines Integumentes gänzlich unterblieben, die Samenknospen von Voyria sind also nackt; und zweitens ist zu keiner Zeit irgend eine Krümmung der Samenknospenanlage erfolgt, wie dies bei allen übrigen Phanerogamen mit anatropen Ovulis, insonderheit bei den sympetalen Dicotylen, ausnahmslose Regel ist. Nichtsdestoweniger ist sowohl die Lage des Embryosacks im Verhältniss zu derjenigen seiner Schwesterzellen als auch die Orientirung des Ei-Apparats und der Gegenfüsslerinnen dieselbe wie in einem regulären anatropen Ovulum. Die Anatropie ist also bei Voyria von vornherein gegeben; sie kommt nicht durch eine bestimmte Art des Wachsthums am Ovularscheitel zu Stande. Diese Erscheinung ist in hohem Grade auffallend und befremdend und entzieht sich vor der Hand einer biologischen oder phylogenetischen Erklärung.

Nach der Befruchtung umgiebt sich das Ei alsbald mit einer derben, leicht quellbaren Membran (Fig. 62), es erfolgt eine „freie" Bildung von Endosperm und die äussere Wand des Ovulums (eine einzige Zelllage stark) bildet sich zur Samenschale aus.

Die Entwicklung der Eizelle zum Embryo bleibt auf einer erstaunlich niedrigen Stufe stehen. In völlig reifen, aus aufgesprungenen Kapseln entnommenen Samen fand ich den Embryo aus höchstens vier, in manchen Fällen auch einer einzigen, in anderen aus zwei oder drei Zellen bestehend. Diese ein bis vier Zellen liegen in einer einfachen Reihe über einander, sie bilden zusammen einen zapfen- oder keulenförmigen Körper, der mit dem einen (organisch unteren) Ende der ursprünglichen Embryosackwand fest angewachsen, mit dem anderen zwischen die Endospermzellen eingekeilt ist (s. Fig. 63, 64, 65. Die hier dargestellten sehr subtilen Präparate erzielte ich dadurch, dass ich ganze Samenkapseln in Celloidin einbettete, aus der erhärteten Masse sehr dünne Schnitte herstellte und letztere dann mit Nelkenöl aufhellte).

Das Endosperm führt körnige Reservestoffe (Stärke und Aleuron) sowie zahlreiche Proteïnkrystalle von zuweilen ansehnlicher Grösse (Fig. 63).

Die Structur der Samenschale, welche noch kurz zur Sprache gebracht sei, ist bei Voyria trinitatis eine wesentlich andere als bei V. tenella und uniflora. Dort erhält die Innenwand der Zellen eine

eigenthümliche, ungleichmässige Verdickung, bestehend aus rundlichen, in kleinen Häufchen oder Perlschnüren angeordneten Klumpen cutinisirten Zellstoffs, der — wie sich deutlich beobachten lässt — durch directe Substanzmetamorphose aus dem im Grunde der Zelle sich ansammelnden Protoplasma hervorgeht (Fig. 63: die Verdickung im Querschnitt, Fig. 66: in der Flächenansicht); hier werden die Zellen sowohl der eigentlichen Samenschale als auch der beiden schwanzartigen Fortsätze des Samens mit zarten spiralförmigen Verdickungsbändern ausgekleidet und cutinisirt (s. Fig. 67, einen reifen Samen von Voyria uniflora darstellend).

Zum Schlusse sei es gestattet, noch zweier Eigenthümlichkeiten von Voyria Erwähnung zu thun, deren eine auf die Ausbildung der Samen, deren andere hingegen auf den Aufspringungsmodus der Früchte sich bezieht.

Bei allen drei Arten finden sich in den Fruchtfächern rudimentär bleibende Ovula oft in solcher Menge, so dass sie an Zahl die normal ausgebildeten Samenknospen übertreffen. Die unvollkommene Ausbildung besteht immer darin, dass die Entwicklung des Ovulums auf einer frühen Stufe stehen geblieben und die Ausbildung eines Embryosacks nicht erfolgt ist. Nichtsdestoweniger erreicht ein solches Ovulum die volle Grösse eines normal ausgebildeten Samens, obwohl es nicht selten, besonders bei V. uniflora und tenella, aus nur wenigen Zellen besteht. Ja in den Fruchtfächern der beiden letzteren Arten findet sich auch eine grosse Menge einzelliger und einkerniger Trichome, die ich, weil sie in Grösse und äusserer Gestalt ganz mit den normalen Samenknospen übereinstimmen (sie sind an beiden Enden zugespitzt und in der Mitte bauchig angeschwollen) nicht anstehe, als rudimentäre Ovula (gleichsam als „Paraphysen") anzusprechen.

Das Oeffnen der Samenkapseln von V. aphylla und tenella bietet insofern einiges Interesse dar, als es durch den gleichen oder einen ähnlichen Mechanismus bewirkt wird wie das neuerdings von H. Schinz[1]) ausführlich studirte Aufspringen der Antheren und Pollensäcke, nämlich durch den Antagonismus zweier beim Aus-

1) Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Inaug.-Diss., Zürich 1883.

trocknen eine verschiedene Verkürzung erfahrenden Gewebeschichten, deren eine eigenthümlich verdickte und cutinisirte, deren andere hingegen unverdickte und aus reiner Cellulose bestehende Wände aufweist. Bei Behandlung mit quellenden und wasserentziehenden Mitteln führen die beiden Fruchtklappen dieselben scharnierartigen Bewegungen aus wie die Klappen der Antheren (die Art der Zellwandverdickungen siehe in Fig. 68).

Bonn, im December 1884.

Figuren-Erklärung.

Taf. XVI. Habitusbilder in natürlicher Grösse.

Fig. 1. Apteria setacea.

Fig. 2. Burmannia capitata, auf einem in Verwesung begriffenen Holzstück erwachsen.

Fig. 3. Frei präparirtes Wurzelsystem derselben Pflanze.

Fig. 4. Wullschlaegelia aphylla.

Fig. 5. Voyria tenella.

Fig. 6. Desgl. Junges, noch im faulenden Holz verborgenes Pflänzchen.

Fig. 7. Voyria uniflora.

Fig. 8. Voyria trinitatis.

Taf. XVII. Anatomie der Vegetationsorgane.

Fig. 9—16. Wurzelquerschnitte.

Fig. 9. Burmannia capitata. Vergr. 83.

Fig. 10. Desgl. Gefässbündel nebst Endodermis. Vergr. 230.

Fig. 11—14. Wullschlaegelia aphylla.

Fig. 11—13. Gefässbündel einer der fleischig verdickten Wurzeln, in verschiedener Höhe geschnitten und zwar Fig. 11 dicht unter der Insertion am Rhizom, Fig. 12 durch die fleischige Partie und Fig. 13 durch das peitschenförmige Ende. Bei d die Durchgangsstellen. Vergr. 150.

Fig. 14. Eine unverdickte Wurzel von normalem Bau. Vergr. 83.

Fig. 15. Voyria trinitatis. Vergr. 30.

Fig. 16. Voyria tenella. Vergr. 30.

Fig. 15b u. Fig. 16b. Aeussere Rindenpartie der in Fig. 15 u. 16 dargestellten Wurzeln mit dem Mycel des daselbst schmarotzenden Pilzes. Die mit e bezeichneten Zellen in Fig. 15b haben verkorkte Wände. Vergr. 115.

Fig. 15a u. 16a. Gefässbündel derselben Wurzeln. Die mit e bezeichneten Zellen stellen die Endodermis dar. Vergr. 150.

Fig. 17—32. Stengelquerschnitte.

Fig. 17. Apteria setacea. Blüthenschaft. Vergr. 100.

Fig. 18. Desgl. Vergr. 26.

Fig. 19. Burmannia capitata. Blüthenschaft. Die schattirte Zone stellt den sklerotischen Ring sammt den eingebetteten Gefässbündeln dar. Vergr. 15.

Fig. 20. Burmannia capitata. Rhizom mit einem der schuppenförmigen Blätter, durch die Insertion des letzteren geschnitten. Die Gefässbündelregion sammt sklerotischem Ring schattirt. Eine C-förmig verdickte Schutzscheide. Bei w eine junge Wurzelanlage. Vergr. 15.

Fig. 21. Wullschlaegelia aphylla. Blüthenschaft. Vergr. 15.

Fig. 22 u. 23. Desgl. Einzelne Gefässbündel mit den angrenzenden Theilen des Grundgewebes. Die mit s bezeichneten Zellen in Fig. 22 gehören der Scheide an. Vergr. 30.

Fig. 24. Wullschlaegelia. Rhizom. Gefässbündelregion schraffirt. Aeussere und innere Endodermis angedeutet. Vergr. 30.

Fig. 25. Desgl. Nur der Gefässbündelcylinder nebst der Endodermis ist dargestellt. Vergr. 150.

Fig. 26. Desgl. Epidermis, äussere Endodermis, Rindenparenchym. Vergr. 115.

Fig. 27. Voyria tenella. Blüthenschaft. Vergr. 26.

Fig. 28. Desgl. Gefässbündel nebst angrenzendem Grundgewebe. V. 290.

Fig. 29. Voyria uniflora. Blüthenschaft. Vergr. 13.

Fig. 30. Voyria trinitatis. Blüthenschaft über der Insertion eines mit seiner Basis verwachsenen Schuppenpaares. In der Achsel des einen Blattes eine Knospe. Vergr. 13.

Fig. 31. Desgl. Gefässbündel mit angrenzender Grundgewebspartie. Vergr. 145.

Fig. 32. Voyria trinitatis. Rhizom. Vergr. 15.

Taf. XVIII. Embryologisches.

Fig. 33—37. Burmannia capitata.

Fig. 33. Ovulum in dem Stadium des primären Embryosackkerns. Nur der Nucellus ist in der Zeichnung ausgeführt. Ueber dem Embryosack eine Kappe, von den verdrängten Schwesterzellen des Embryosacks herrührend. Vergr. 215.

Fig. 34. Scheitel des Embryosacks mit dem Ei-Apparat und dem Nucellarpolster. Vergr. 350.

Fig. 35. Ovulum kurz nach der Befruchtung. Stadium des secundären Embryosackkerns. Vergr. 175.

Fig. 36. Längsschnitt durch einen reifen Samen. Auf der einen Seite des Endosperms der Embryo. Am Chalazaende eine eigenthümlich differenzirte Endospermzelle und der nabelförmige Nucellaranhang. Vergr. 175.

Fig. 37. Genau medianer Längsschnitt durch den unteren (Chalaza-) Theil eines reifen Samens. Vergr. 175.

Fig. 38—42. Apteria setacea.

Fig. 38. Ovulum nach der ersten Theilung des primären Embryosackkerns. Nur der Nucellus ist ausgeführt, die Integumente in den Umrissen angedeutet. Vergr. 430.

Fig. 39. Embryo mit den angrenzenden Endospermwänden nach der ersten Theilung der Eizelle. Vergr. 350.

Fig. 40 u. 41. Spätere Zustände des Embryos.

Fig. 42. Chalazaende des reifen Samens mit der differenzirten Endospermzelle. Vergr. 350.

Fig. 43 u. 44. Wullschlaegelia aphylla.

Fig. 43. Reifer Same mit dem Embryo indivisus. Vergr. 45.

Fig. 44. Letzterer isolirt. Vergr. 230.

Fig. 45—68. Voyria.

Fig. 45. Voyria trinitatis. Ovula in sehr jugendlichen Entwicklungszuständen. Vergr. 470.

Fig. 46. V. uniflora. Etwas späteres Stadium. Vergr. 470.

Fig. 47. V. trinitatis. Ovulum mit der in Grösse und Inhaltsbeschaffenheit bereits differenzirten Embryosackmutterzelle. Vergr. 235.

Fig. 48. Desgl. Die Embryosackmutterzelle einmal getheilt. Vergr. 235.

Fig. 49. Desgl. Ovulum im optischen Querschnitt. Vergr. 235.

Fig. 50. Desgl. Die Embryosackmutterzelle zweimal getheilt. Die oberste der Tochterzellen stellt den zukünftigen Embryosack dar. Vergr. 235.

Fig. 51—54. Embryosackmutterzellen von Voyria trinitatis in successiven Stadien der Entwickelung. In Fig. 54 eine häufig zu beobachtende Unregelmässigkeit in der Stellung der Wände. Vergr. 1200.

Fig. 55. V. trinitatis. Ovulum im Stadium des primären Embryosackkerns. Vergr. 175.

Fig. 56—59. V. uniflora. Die folgenden Entwicklungszustände des Embryosacks bis zur Bildung des Ei-Apparats und der Gegenfüsslerinnen. Letztere bei dieser Species nicht am untersten Ende des Embryosacks, sondern in mittlerer Höhe inserirt. Vergr. 300.

Fig. 60. V. trinitatis. Ovulum im optischen Längsschnitt. Im Innern der Embryosack mit dem Ei-Apparat, den Gegenfüsslerinnen und den beiden Zellkernen, welche demnächst zu dem secundären Embryosackkern verschmelzen werden. Vergr. 230.

Fig. 61. V. trinitatis. Anderes Ovulum in gleichem Entwickelungsstadium. Optischer Querschnitt. An Stelle von zwei bezw. einem hier eine grössere Anzahl von Kernen, in einer centralen, an Bändern aufgehängten Plasmamasse eingebettet. Vergr. 235.

Fig. 62. V. trinitatis. Theil des Ovulums nach der Befruchtung im Längsschnitt. Im Innern des Embryosacks die befruchtete Eizelle und mehrere Zellkerne. Ausbildung der Samenschale durch Auflagerung von cutinisirten Wandmassen auf die Innenseite der Zellen. Vergr. 175.

Fig. 62a. Bildung des Endosperms. Vergr. 235.

Fig. 63. V. trinitatis. Längsschnitt durch einen reifen Samen, nach Aufhellung mit Nelkenöl. Auf der einen Seite des Endosperms der wenigzellige Embryo. Vergr. 180.

Fig. 64 u. 65. Embryonen aus anscheinend ausgereiften Samen mit den angrenzenden Partien des Endosperms. Vergr. 180.

Fig. 66. V. trinitatis. Zellen der Samenschale in der Flächenansicht, die Art der Entstehung der Verdickungen an der Innenwand der Zellen zeigend. Vergr. 235.

Fig. 67. V. uniflora. Reifer Same. Vergr. 110.

Fig. 68. V. uniflora. Querschnitt durch die reife Bruchtwand. Mechanismus des Aufspringens der Frucht. Vergr. 230.

Inzengaea, ein neuer Askomycet.

Von

A. Borzì.

Hierzu Tafel XIX—XX.

Zur Ferienzeit, die ich in S. Filippo del Mela zubrachte, traf es sich, dass ich, nach einigen Regentagen, etliche bereits sehr verfaulte Olivenfrüchte sammelte. Das Fleisch derselben war fast ganz verschwunden und von dichter Schimmelvegetation überwuchert. Sowohl eine oberflächliche mikroskopische Untersuchung als die in der Folge angestellten Beobachtungen boten mir Anlass, die Wichtigkeit dieser pilzartigen Productionen zu erkennen und veranlassten mich, weitere Studien daran zu knüpfen, sobald mir genügendes Material zur Hand war. Die Resultate dieser Untersuchungen sollen nun in den folgenden Zeilen mitgetheilt werden.

Der Parasit stellt den Typus einer ganz neuen Gattung dar, welche den Askomyceten Perisporiaceen einzureihen ist, und zeigt gewissermaassen Verwandtschaft mit Aspergillus, Penicillium etc., wie das in der Folge noch besonders hervorgehoben werden wird. Ich benenne diesen neuen Pilz Inzengaea erythrospora, dem rühmlichst bekannten trefflichen Mykologen Professor Inzenga zu Palermo, als geringes Zeichen meiner Hochachtung und der ehrenden Freundschaft, die er mir bewiesen, zu Ehren. Der specifische Beiname deutet auf die charakteristische Rothfärbung der Askosporen hin.

I.

Das vegetative System des Pilzes ist aus vielfach und unregelmässig verzweigten Fäden zusammengesetzt, welche bald das Substratum mit einem weitmaschigen Netze überspinnen, bald hingegen sich erheben und hin und wieder gegenseitig zusammentreffend einen weisslichen, bis 1 cm dicken Filz um den Kern herum bilden. Der Durchmesser dieser Hyphen ist nahezu gleichmässig auf ihrer ganzen Länge; ausnahmsweise nur sind dieselben an den den transversalen Wänden entsprechenden Stellen mehr oder weniger tief eingeschnürt. Ihre Dicke schwankt zwischen 4—8 μ. Bei den jüngsten Verzweigungen ist die innere Contour der Zellwand durch den dichten protoplasmatischen Inhalt völlig verdeckt. Mit zunehmendem Alter treten aber zahlreiche Vacuolen im Inhalte auf; diese erweitern sich, bis sie ineinander fliessen und schliesslich nur einen grossen Hohlraum im Innern der Zelle herstellen, welcher von glashellem Safte erfüllt ist. Die Umrisse der Wände treten dann deutlich hervor. Diese sind sehr dünn, durchscheinend und färben sich sehr rasch mit alkoholischer Jodtinctur blau. Diese Reaction erhält man ohne jede Anwendung einer Säure. Schwefelsäure und Kalilauge bringen die Wand zum Quellen.

Der Inhalt der Hyphen bietet nichts Bemerkenswerthes dar; er besteht aus feinkörnigem Plasma, in welches zuweilen graue lichte Körnchen eingebettet sind, die sich mit Reagentien sehr intensiv färben. Diese widerstehen auch der Wirkung von Kalilauge; wahrscheinlich sind dieselben Zellkerne, und in diesem Falle würde jede Zelle deren zwei oder nur wenige enthalten.

II.

Wie jede Perisporiacee vermehrt sich auch Inzengaea mittels Conidien und Askosporen. Die erste dieser Vermehrungsformen pflegt der zweiten voranzugehen und beide Entwicklungskreise wechseln regelmässig mit einander ab.

Die Conidien bilden sich an der Spitze von eigenthümlich ge-

formten kleinen Mycelialzweigen, welche vom Substrate sich erheben. Gewöhnlich gehen mehrere solcher Hyphenzweige von einem einzigen Punkte aus; indem sie sich erheben und parallel mit einander wachsen, bleiben sie dicht gedrängt beisammen und bilden gemeinsam einen festen ziemlich dicken Stiel. Während des Längenwachsthums streben diese Zweige immer mehr gegen die Spitze zu sich zu verjüngen, in Folge dessen der Stiel Kegelform annimmt. Manchmal scheinen die den Stiel zusammensetzenden Zweige nur von einem oder wenigen in verticaler Richtung entwickelten Mycelfäden des Substratum herzustammen und an ihrer Basis neue, wie im vorigen Falle, parallel dicht aneinander wachsende Fäden hervorsprossen zu lassen. Sehr selten kommt es vor, dass der ursprüngliche Hyphenfaden isolirt bleibt oder nur theilweise an der Basis mit kurzen und verkümmerten Hyphen versehen ist.

Die Conidien entstehen in ununterbrochener perlschnurartiger Reihe an der Spitze der einzelnen den Stiel zusammensetzenden Fäden. Die einzelnen Reihen nehmen eine divergirende Stellung ein, so dass ihre Gesammtheit einen regelmässigen pinselförmigen Büschel, nahezu in ähnlicher Weise wie bei Penicillium, darstellt. Die Glieder dieser Reihen lassen sich von der Spitze abwärts sehr leicht trennen und jedes für sich nimmt elliptische bis ovale Form an. Ihre Wand ist deutlich und färbt sich leicht blau mit alkoholischer Jodtinctur. Der Inhalt ist homogen und von zartröthlichem Anfluge. Diese Färbung tritt auch beim Stiele mit zunehmendem Alter auf; an der Basis aber, wo die einzelnen Elemente jede Spur von Protoplasma verloren haben und mit homogener Flüssigkeit erfüllt sind, zeigt sich jene Färbung intensiver. In vorgerücktem Alter hört die weitere Bildung von Conidien auf und die Mycelfäden gehen zu Grunde; durch Keimung der vorhergebildeten Conidien treten bald nachher neue Fäden auf.

Die Conidien keimen leicht und rasch, sobald sie auf das Substratum gelangt sind. Die Wand dehnt sich dann nach einer Richtung hin aus und verlängert sich in einen rasch zunehmenden und sich verzweigenden Keimfaden, innerhalb welchem bald nacheinander Querwände in verschiedenen Entfernungen auftreten. Während der ersten Keimungsstadien entfärbt sich der Inhalt der Conidien; Vacuolen durchsetzen ihn und schliesslich ist der ganze

Raum von glashellem Safte erfüllt. Aehnliche Vacuolenbildung kann man im Innern der Basalglieder der Keimfäden beobachten, die jüngsten Verzweigungen erscheinen indessen stets sehr plasmareich. Der Zuwachs erfolgt sehr schnell und nach ca. 12 Stunden vermag das junggebildete Mycelium neue Conidien in der oben geschilderten Weise hervorzubringen. In allen von mir beobachteten Fällen setzte sich jedoch diese zweite Conidiengeneration nicht weiter fort, denn sie wurde durch das Ueberhandnehmen der Perithecienbildung bald unterdrückt.

III.

Die Perithecien stammen direct von den die Conidien erzeugengenden Myceliarhyphen her. Sobald die asci-bildende Fructification eingeleitet wird, beginnt die vegetative Ausbildung der Hyphen nach und nach zu unterbleiben. Die ersten Stadien der Perithecienbildung sind zumeist der Beobachtung nicht leicht zugänglich. Die dazu bezweckten Sporenculturen ergaben in keinem Falle befriedigende Resultute. Nur nach langen fortgesetzten Beobachtungen und zahlreichen mühsamen Untersuchungen gelang es mir einzelne Male, derartig differenzirte Hyphen zu finden, welche die Annahme, dass sie besondere Initialstadien der Fructificationen darstellen könnten, sehr wahrscheinlich machten. Die Analogie, welche zwischen den Initialorganen der ascogenen Fructificationen anderer Askomyceten mit den soeben besprochenen Bildungen herrscht, trägt noch mehr zur Unterstützung dieser Annahme bei, so dass ich nicht säume, diese Organe mit den Ausdrücken Pollinodium und Carpogon, in ihrem gebräuchlichsten Sinne, zu belegen.

Das Pollinodium ist ein kurzer Hyphenzweig, der sich von den dem Substrate anliegenden Mycelialfäden aufrecht emporrichtet und ovale oder elliptisch-längliche Gestalt annimmt; seine Wand ist sehr dünn und auf der ganzen Fläche gleichmässig dick. In allen von mir untersuchten Fällen war das Innere dieser Bildungen mit durchscheinender Flüssigkeit reichlich erfüllt; jede Spur von Protoplasma

und Zellkern fehlte. Es wurden nur noch wenige sehr kleine feste Körperchen, welche in fortwährend zitternder Bewegung in der Flüssigkeit herumschwammen, wahrgenommen. Die Ansatzstelle des Pollinodiums an dem entsprechenden Mycelialfaden erfolgt durch ein stielähnliches Gebilde, das sich aus einer Reihe von 2—4 kurzen, sphärisch abgeplatteten Gliedern zusammensetzt.

Die Anlage des Pollinodiumzweiges erfolgt, wie es scheint, durch Aussendung eines kurzen Zweiges, welcher weiterwächst und durch aufeinanderfolgende Quertheilungen sich mehrfach abgliedert. Die oberen Glieder nehmen stets an Grösse zu, das Endglied am meisten, und stellen die Pollinodiumzellen dar. Der besprochene Prozess verläuft in nahezu ähnlicher Weise wie die bekannte Bildung des Carpogons bei Pronema confluens und einigen Pezizaarten vor sich geht.

Das Carpogon hat dieselbe Entstehungsweise wie das Pollinodium und zwar aus einem, dem letzeren zunächst anliegenden, Mycelfaden. Unter Umständen kann es auch von derselben Hyphe, woran sich das Pollinodium ansetzt, hervorgebracht werden. Mit dem Wachsthum legt sich das Carpogon an das Pollinodium sehr dicht an, umschreibt dessen Umriss von der Basis bis zur Spitze, indem es um denselben 2—3 enge Gewinde einer Spirale beschreibt. In diesem seinem Verlaufe gliedert sich das Carpogon mehrfach quer ab, so dass seine Form je einer einfachen, von wenigen länglichen Gliedern zusammengesetzten Hyphe nahekommt. Die Dicke des Carpogons überwiegt nur wenig die der normalen Mycelhyphen. Der reichliche Protoplasmainhalt, welcher selbst die Zellwände, namentlich die Querwände, unkenntlich macht, lässt sofort das Carpogon von vegetativen Hypen unterscheiden.

Ob die Perithecien einem Befruchtungsvorgange durch materielle Verschmelzung der beiden sexuellen Protoplasmamassen (im Sinne der neuesten Angaben), ihre Entstehung verdanken, lässt sich, wegen der in der Natur der Sache liegenden Schwierigkeiten nicht feststellen; zumal es andererseits mir nicht möglich war, genügendes Untersuchungsmaterial ausfindig zu machen.

Was ich mit einiger Sicherheit angeben kann, ist, dass von den oben beschriebenen Organen das eine und zwar das Carpogon, die Hauptrolle bei der Bildung des fertilen Peritheciumgewebes

spielt; das andere, das Pollinodium, bleibt gänzlich unthätig, entleert seinen Inhalt und verschwindet nach und nach. Höchst wahrscheinlich lassen sich sämmtliche Vorgänge, welche die Bildung der askogenen Fructificationen der Jnzengaea vorangehen, durch Apogamie erklären, wie dieses auch für alle jene Askomyceten, bei welchen die Ausbildung der Perithecien von ihrem Ursprungstadium aus verfolgt wurde, nachzuweisen möglich ist[1]).

Weit häufiger hatte ich Gelegenheit, die Perithecien in noch mehr vorgeschrittenen Entwicklungsphasen zu beobachten. Unter diesen Verhältnissen nahmen dieselben, von einem dichten Geflechte kurz gegliederter und verzweigter Hyphen gebildet, die Form von sehr kleinen kugeligen Tuberkeln an. Diese Körper blieben an ihrer Basis mittelst eines Systems von dickeren, aus längeren, ein verdünnteres, vacuolenreiches Plasma führenden Gliedern, die hin und wieder sich abzweigten, zusammengesetzten Fäden dem Substrate angeheftet. Solche Hyphen entstehen an den äusseren Theilen der jungen Fructificationen. Mittelst aufhellender Reagentien, namentlich bei Behandlung mit Kalilauge, wurden im Innern dieser Fructificationen noch Spuren des Carpogons deutlich sichtbar. Letzteres hatte, in Folge von intercalaren Quertheilungen seiner Elemente, an Umfang zugenommen und war zu einem sehr unregelmässig gestalteten dichten Knäuel geworden. Die grössere Menge des in seinen Gliedern enthaltenen Protoplasmas und die Dimensionen des letzteren gestatteten, das Carpogon ohne Schwierigkeit vom umgebenden Gewebe zu unterscheiden. Dieses Gewebe erschien aus sehr kurzen und sehr unregelmässig zu einem dichten Ganzen vereinigten Elementen zusammengesetzt und hatte es den Anschein, als ob es den am Carpogon zunächst liegenden Hyphen seine Entstehung verdanke. Schon bei diesen Entwickelungsstadien tritt der Unterschied eines fertilen Gewebes von dem sterilen ganz deutlich hervor. Je mehr aber die weitere Ausbildung der Fructificationen fortschreitet, desto schärfer wird dieser Unterschied. Das junge Perithecium sucht dann eine etwas verlängerte Form anzunehmen. Aus den Hyphen der äusseren Region gehen zahlreiche Verzweigungen hervor, welche nach allen Seiten sich ausbreiten, mit einander vielfach in Berührung

1) Borzi, Nuovi studi sulla sessualitá degli ascomiceti. Messina 1884.

kommen und schliesslich an der Spitze zu einem blasenförmigen Körper sich vereinigen. So wird eine äussere Rindenschicht gebildet. Die Hyphen der inneren Region bleiben sehr eng und gedrängt beisammen; sie färben sich gelblich und bilden ein sehr dichtes Geflecht, das eine zweite Rindenschichte, welche als innere bezeichnet werden kann, darstellt. Der Rest der Fructification wird gänzlich vom askogenen Gewebe eingenommen.

Ist schliesslich die Ausbildung vollendet, so bleiben die Fructificationen mittelst zahlreicher Hyphen am Substrate befestigt. Diese sind bedeutend dicker als die Mycelialhyphen und queren sich auch in grösseren Entfernungen ab. Das Protoplasma in ihrem Innern wird durch eine zartröthliche Flüssigkeit ersetzt. Die Wände sind glatt, mässig dick und zeigen deutlich hervortretende dunkele Umrisse.

Die äussere Rindenschicht umgiebt, von der Basis aus, das Perithecium vollkommen. Ihre Dicke ist mittelmässig; ihre Elemente rühren direct von der inneren Rindenschicht her; die Hyphen besitzen lange und verhältnissmässig nur wenig verzweigte Elemente, so dass das von ihnen gebildete Geflecht etwas locker ist. Im Inhalte dieser Elemente findet sich vacuolenreiches Protoplasma, dem eine rosafarbige Flüssigkeit beigegeben ist. Bei diesen Hyphen ist die Gegenwart von bläschenförmigen Endzellen, auffallender Structur, charakteristisch. Solche Bläschen zeigen sich als grosse, mit einer ölartigen, bläulichen, stark lichtbrechenden Flüssigkeit erfüllte kugelige Körper. Die Wand ist dünn, durchscheinend und hebt sich vom Inhalte nicht ab. Auf den ersten Blick wäre man geneigt, solche Bläschen für grosse Cellulosegebilde zu halten. Bei Anwendung von Kalilauge quillt jedoch der Inhalt auf, die Wand platzt und legt sich sofort derart um, dass die innere zur äusseren Oberfläche wird, während der Inhalt als farblose Flüssigkeit herausfliesst. Der Riss beginnt von der Basis und setzt sich auf eine bedeutende Strecke in der Längsrichtung fort. Man ist so in der Lage, die Structur dieser Organe näher studiren zu können. Wir finden nun im Innern derselben einen centralen, von der besagten bläulichen Flüssigkeit vollkommen umhüllten Theil, aus einer zwei- oder weniggliedrigen Reihe bestehend. Diese Glieder, welche nur eine Fortsetzung der blasentragenden Hyphe bilden, sind kurz und oft in

der Zweizahl vorhanden; das obere schwillt mehr an und wird kugelig, zuweilen wächst dasselbe weiter fort und entwickelt zwei Aeste, welche nach Durchbrechung der Blasenwand frei hinaustreten und ihrerseits wiederum an der Spitze je eine neue Blase tragen können.

Um sich in die Structur dieser Gebilde einen klaren Einblick zu verschaffen, ist es am vortheilhaftesten, deren Entwickelung zu verfolgen. Anfangs sind dieselben einfache apicale Glieder der Hyphen aus der Rindenschichte des Peritheciums; nach und nach schwellen sie an und bilden sich in eine blasenähnliche Form um; währenddessen verschwindet das Protoplasma mehr und mehr und wird von einer nahezu wässerigen Flüssigkeit ersetzt. Zu gleicher Zeit wächst der Scheitel der betreffenden Hyphe im Innern der Blase weiter fort, nahezu in ähnlicher Weise wie secundäre Zoosporangien bei Saprolegnia entstehen. So wird der centrale Theil des beschriebenen Organs gebildet.

Welche biologische Bedeutung diesen Organen zuzuschreiben sei, kann ich mit Sicherheit nicht angeben. Die wahrscheinlichste Annahme ist, dass dieselben zum Schutze der inneren Fructificationsgewebe dienen, da sie um letztere herum eine ziemlich dicke und widerstehende Schicht herstellen. Es verdient jedenfalls die Thatsache, dass solche Gebilde mit Eiern von Thierchen, welche an der Oberfläche des faulenden Fruchtfleisches leben, eine grosse Aehnlickkeit aufweisen, eine besondere Aufmerksamkeit; es liesse sich dann dieser Fall als eine mimische Anpassung (mimicry), um ein Schutzmittel für die Perithecien abzugeben, erklären.

Die innere Rindenschichte bietet keine Besonderheiten dar. Sie ist aus einem Gewebe von dicht aneinanderliegenden, sehr dünnen und vielfach verzweigten, etwas dünnwandigen Hyphen zusammengesetzt, welche sehr eng zwischen einander verlaufen, so dass das Ganze erheblich dick und widerstehend wird. Bei gewöhnlicher Vergrösserung besitzt diese Schicht eine gelbbraune Färbung, die durch Kalilauge in grünlich übergeführt wird. Sie bildet die Wand des das sporenerzeugende Gewebe des Peritheciums umschliessenden Hohlraumes, und vermöge ihrer physikalischen, von jener der inneren Perithecialgewebe abweichenden Eigenschaft kommt

ihr eine wichtige Rolle bei dem Aufspringen der Fructificationsorgane zu; worüber Ausführlicheres später berichtet werden wird.

Das fertile Gewebe des Peritheciums, welches den Hauptttheil bei der Fruchtbildung darstellt, besteht aus Hyphen und Ascis. Die ersten stellen ein sehr unregelmässiges verworrenes, aber ziemlich lockeres Geflecht und besitzen eine ansehnlichere Dicke als jene der inneren Rindenschicht. In ihrem Inhalte findet sich dichtes homogenes graulich gefärbtes Plasma; die Wände sind sehr dünn und unscheinbar, sie dienen den Ascis als Stütze und sind deswegen die dieselben erzeugenden Elemente. Bei jungen Perithecien ist die ganze innere Gewebemasse ausschliesslich von solchen Elementen gebildet.

Diese Hyphen zeigen zur Zeit der Ascibildung Neigung, an der Spitze anzuschwellen und kurze ovale oder elliptische Glieder zu erzeugen, die im Verhältnisse zu den ihnen voranstehenden bedeutend dicker sind. Durch seitliche Sprossung bilden sich wieder ähnliche laterale Zellenreihen aus, so dass im Innern des Hyphennetzes unregelmässige Bündel von Elementen, wovon die obersten bereits zu Ascis differenzirt sind, entstehen. Diese Zellen halten so wenig fest zusammen, dass ein geringer Druck auf das Deckgläschen hinreicht, dieselben zu trennen.

Wie es scheint, bildet sich nicht jedes Element eines solchen Bündels in einen Ascus um; die dazu geeigneten lassen sich frühzeitig von den übrigen durch ihren Protoplasmareichthum und durch die Gegenwart eines leuchtenden grauen Zellkerns unterscheiden. Bei den anderen inneren treten hingegen reichlich Vacuolen im Inhalte auf und allmälig entleeren sie sich.

Die Mutterzellen der Asci sind oval oder verkehrt eiförmig, mit sehr zarter Wand und mit einem deutlichen gegen den Scheitel zu gerückten Kerne. Sie messen 12—14 μ im Querdurchmesser, nehmen jedoch mit der Sporenbildung an Grösse zu.

Zu Anfang der Sporenbildung verschwindet der Zellkern und es werden acht kleine graue lichte Körperchen im Inhalte deutlich sichtbar, die durch Reagentien als eben so viele neue Zellkerne sich nachweisen lassen. Die geringen Dimensionen der einzelnen Elemente gestatten eine näher eingehende Beobachtung der Einzelheiten dieses Prozesses nicht. Nicht lange darauf werden die 8 Kerne un-

deutlich, an ihrer Stelle erscheinen nun 8 farblose kreisrunde Flecken, welche die jungen Sporen darstellen. Sie liegen im Plasma der Mutterzelle vollkommen eingebettet, was beweist, dass nur ein Theil jenes Plasma zur Bildung der neuen Tochterelemente verwendet wurde. Dieser Ueberschuss verschwindet mit der weiteren Ausbildung der Sporen mehr und mehr. Während dessen färbt sich der Inhalt zart rosa und schrittweise intensiver, die Wand wird fest und verdickt sich bis zur Bildung eines weit ausgebreiteten kreisrunden flügelartigen Exosporiums, dessen Rand mit 5—12 dreieckig-spitzen Lappen gekerbt ist. Hat in dieser Weise das Volumen der einzelnen Sporen zugenommen, so ist der innere Raum des Ascus viel zu eng, um sie alle zu enthalten. Sie drücken in Folge dessen gegen die Wand, welche anfangs gepresst, nachher durch die konischen Anhängsel des Exosporiums durchlöchert wird. Diese Kegelspitzen springen dann durch die Löcher hervor und verleihen dem Ascus das Aussehen einer sternartigen Kugel. Während dieser letzten Stadien trennt sich der Ascus von den umgebenden Zellen und bleibt frei zwischen der umschliessenden Hyphenmasse zurück.

In gleichartiger Weise erfolgt die Sporenbildung im Innern der anderen umgebenden Zellen, bis nach und nach die ganze Fruchtbildung den Reifezustand erreicht.

Die vollkommene Trennung der Askospore erfolgt durch Auflösung der Ascuswand, welche, sobald die Sporen reif sind, spurlos verschwindet. Die Perithecialhöhle erfüllt sich dann mit einer Unzahl von Sporen, welche sich zwischen den Maschen des sie umschliessenden Hyphengewebes aufhäufen. Die Auflösung der Ascuswände und das vermehrte Volumen des ascierzeugenden Gewebes drücken nothwendigerweise gegen das Rindengewebe. Die Festigkeit und Zähigkeit des letzteren genügen eine Zeitlang hindurch, das Perithecium in seinem normalen Spannungszustande zu erhalten; wenn aber der innere, durch das vermehrte Volumen der aufgelösten Elemente und Membranen verursachte Druck immer stärker wird, öffnet sich das Perithecium mittelst eines kleinen kreisrunden Loches am Scheitel, und die ganze Sporenmasse drängt sofort hinaus, um sich in das Innere des umliegenden Substrates zu zerstreuen.

Die reifen Sporen sind vollkommen kugelig mit zartem Endo-

sporium und körnigem Inhalte, worin einige Fettkörperchen sich deutlich abheben. Das Exosporium zeigt hingegen eine ungemein auffallende Verdickung, derart, dass es die Form eines weiten kreisrunden, flachen, in 5—13 dreieckigen tiefen Lappen zerschlitzten Flügels annimmt, welcher, wie gesagt, die gesammte Peripherie der Spore umkreist und dadurch letzterer ein elegantes sternförmiges Aussehen verleiht. Dieses Exosporium ist von schöner Rosenfarbe, welche gegen das Innere zu intensiver und durch Kalilauge lebhaft blau gefärbt wird. Fügt man darauf Mineralsäuren hinzu, so ist es nicht mehr möglich, die ursprüngliche Färbung zurückzurufen. Die genannten Säuren üben jedoch auf die Membranschicht keine Wirkung aus, Jodtinctur färbt blau.

Durch diese eigenartige Structur des Exosporiums ist den Sporen eine geeignete Vorrichtung zu ihrer Verbreitung vollkommen gesichert. Gelangen sie dann auf günstiges Substrat, so keimen sie. Die angestellten Culturversuche, obzwar mit vieler Mühe und durch längere Zeit unternommen und fortgesetzt, ergaben leider nicht genügende Resultate, um mir ein vollkommenes Bild des gesammten Entwickelungskreises der Inzengaea verschaffen zu können.

Im Innern von Olivenöltropfen bleiben die Sporen durch lange Zeit unverändert, ohne die geringste Spur einer Keimung zu zeigen. In dem Safte, den man durch Pressen von überreifen oder von den in den sog. Caselle[1]) faulenden Früchten erhalten kann, gelingt es hingegen manchmal, einige Sporen zur Keimung zu bringen.

Die Keimung ist sehr einfacher Art. Das Exosporium reisst quer auf, die beiden Hälften treten auseinander, um das Endosporium in einen Faden sich ausziehen zu lassen. Nicht selten werden von derselben Spore nach zwei Richtungen hin Fäden ausgesendet. Diese verzweigen sich während ihres Wachsthums und gliedern sich

---

1) Als „Caselle" bezeichnet man in Sicilien kleine Räume oder Fächer, in welchen die Oliven gleich nach der Ernte aufgestapelt und längere Zeit verweilen, ehe sie gepresst werden. Dieser unsinnige Gebrauch findet in der althergebrachten, völlig grundlosen Meinung seine Erklärung, dass in den so aufbewahrten und der theilweisen Fäulniss überlassenen Oliven eine grössere Oelmenge sich ansammele als man bei sofortigem Pressen gleich nach der Ernte erhalten könnte. Jedenfalls kann dieses Verfahren den reichen Ertrag der sicilianischen Oelculturen nur beeinträchtigen

allmälig durch Querwände ab. Das reichliche Plasma, welches den Inhalt der Glieder füllt, lässt aber letztere nicht immer deutlich genug hervortreten. Mit zunehmendem Wachsthume treten Vacuolen zuerst im Inhalte der Sporen, dann auch in jenem der unteren Glieder der keimenden Fäden auf.

In den von mir angestellten Versuchen hörte das Wachsthum der Fäden bald auf und der Keim ging zu Grunde. Zuweilen konnte ich jedoch einzelne besser gediehene Keimlinge beobachten, welche sich reichlich verzweigt und entsprechende Länge erreicht hatten. Die Spitze einiger Hyphenzweiglein endete in eine Reihe kurzer Elemente, welche mehr und mehr runde Umrisse und eine sphärische bis verkehrt eiförmige Gestalt annahmen und sich dann abtrennten. Diese Organe wichen, der Structur und Farbe ihres Inhalts nach, gar nicht von den vegetativen Zellen ab. Auf dem Substrate keimten sie sofort, dünne Fäden seitlich aussendend. In Folge dieser Charaktere liesse sich annehmen, dass diese Zellen eine zweite Conidienform darstellen. Wenn dieselben auch von den vorher beschriebenen äusserlich etwas verschieden sind, so bin ich dennoch geneigt, sie für identisch mit jenen zu halten. Diese Verschiedenheiten lassen sich als nothwendige Folge der Culturbedingungen, welchen die Sporen sich ausgesetzt befanden, sehr gut erklären: Der Mangel an Nährstoffen, die Schwierigkeiten bei der Auswahl eines geeigneten Keimfeldes werden jedenfalls zu einer sehr kümmerlichen Entwickelung beigetragen und eine baldige karge Conidien-Entwickelung auf isolirten Hyphen, unvermögend eines üppigen normalen Gedeihens hervorgerufen haben.

IV.

Bezüglich der systematischen Stellung der Gattung Inzengaea erübrigt mir, nur wenig zu sagen. Vergleichen wir die Perithecien dieses neuen Askomyceten mit jenen eines beliebigen Pyrenomyceten, so finden wir, namentlich betreffs der Form und der Art des Aufspringens derselben einige Aehnlichkeit; diese ist jedoch nur ganz

oberflächlich, da das sporenführende Gewebe nicht, wie bei den Pyrenomyceten, die Innenwände des Peridiums auskleidet, und die Asci, von letzteren ausgehend, auch nicht gegen die Oeffnung zu convergiren. Der Structur ihrer Perithecien nach lässt sich Inzengaea mit den kleistokarpen Askomyceten vergleichen. Die Bildung einer Oeffnung am Scheitel wird diesen Vergleich nicht stark mindern, da auch Fälle bei den Pyrenomyceten bekannt sind, wo die Pyrenokarpen geschlossen bleiben. Verbleiben wir aber in der Gruppe der kleistokarpen Askomyceten, so dürfte die Gattung Elaphomyces noch die meisten Anhaltspunkte zu einem Vergleiche mit der Inzengaea abgeben. Sieht man nämlich von den Dimensionen der Früchte und von dem Auftreten besagter Perithecialöffnung ab, so finden wir bei beiden Gattungen eine grosse gegenseitige Aehnlichkeit, sowohl bezüglich der Wandstructur des Peritheciums, die sich in zwei Schichten unterscheiden lässt, als auch bezüglich jener des sporentragenden Gewebes (Gleba), welches von einem lockeren verfilzten Geflechte dünner langgliedriger Hyphen zusammengesetzt ist und innerhalb von dessen Lücken die zu Knäuel verflochtenen askogenen Hyphen erzeugt werden. Die Form der Aski und das Verhalten derselben zur Fruchtzeit bieten nicht minder auffallende Aehnlichkeit dar. Bei Inzengaea entstehen jedoch je acht Sporen in einem Askus, mit einer sehr dicken und, wie beschrieben, sternförmig differenzirten und gefärbten Membran versehen.

Die Betrachtung von Inzengaea im conidientragenden Zustande, ferner in den ersten Phasen der Fruchtbildung sowie in der ihr eigenen oberirdischen Lebensweise würde uns andererseits zu den Perisporiaceen führen.

In der That, die durch succedane Abschnürung bestimmter Hyphen reihenweise erzeugten Conidien stehen von jenen bei Penicillium und ähnlichen Perisporiaceen durch die zu Bündeln vereinigten conidientragenden Hyphen ab.

Sind zwar die der Fruchtbildung bei der Gattung Elaphomyces vorangehenden Phasen unbekannt, so sind dennoch die für Inzengaea charakteristischen und beschriebenen Entwickelungsstadien der Perithecien mit jenen bei den Gattungen Gymnoascus und Ctenomyces vollkommen identisch.

Die Gattung Inzengaea hätte somit einen systematischen Werth, indem sie eine sowohl den Elaphomyces und Tuberaceen als auch den Perisporiaceen nahe verwandte Stelle einnimmt, ohne dass sich jedoch mit ausschliesslicher Bestimmtheit angeben liesse, zu welcher dieser Gruppen dieselbe zuzuzählen wäre.

Messina, botan. Institut der k. Universität, December 1884.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIX u. XX.

Fig. 1. Olivenfrucht vom Mycelium der Inzengaea umsponnen. (1/1.)

Fig. 2. Conidientragender Apparat; *s* junges Stadium desselben. (720/1.)

Fig. 3. Spitze des vorhergehenden (id.).

Fig. 4. Freie Conidien (id.).

Fig. 5. Keimende Conidien (id.).

Fig. 6. Abnormale Carpogonien (*c*) und Pollinodien (*p*), bei Fäden beobachtet, welche durch Keimung der Conidien entwickelt wurden (id.).

Fig. 7. Anfangsstadien in der Entwicklung der Perithecien; *p* Pollinodium, *c* Carpogon (900/1).

Fig. 8. Junges aus den voranstehenden Stadien hervorgegangenes Perithecium (id).

Fig. 9. Olivenfrucht mit einigen reifen Perithecien (1/1).

Fig. 10. Reifes Perithecium, an der Spitze reissend. Zur Linken ein Längsschnitt: *a* ascierzeugendes Gewebe, *c'* Peridium, *c* äussere Rindenschicht (25/1).

Fig. 11. Theil eines Längsschnittes durch die Basis eines Peritheciums (180/1).

Fig. 12. Blasenartig aufgetriebene Zellen der Rindenschicht (720/1).

Fig. 13. Eine dieser Zellen nach Behandlung mit Kalilauge (id.).

Fig. 14. Ascifübrendes Gewebe; *a* junge Asci (id).

Fig. 15, 16. Dasselbe in vorgeschritteneren Stadien (900/1).

Fig. 17. Reife Asci (id.),

Fig. 18. Freie reife Sporen (id.).

Fig. 20. Weitere Entwicklungsstadien der keimenden Sporen. *c* Conidien (id).

Fig. 21. Keimende Conidien (id).

464

Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen.

Von

Hugo de Vries.

Hierzu Tafel XXI—XXIV.

I.

Ueber eine Methode, die Wand der Vacuolen sichtbar zu machen.

Einleitung.

Es ist eine alte Frage, ob jede Vacuole im pflanzlichen Protoplasma von einer eigenen Membran umgeben, und namentlich ob sie vom beweglichen Theile des Protoplasten und den von diesem mitgeführten grösseren und kleineren Körpern durch eine solche getrennt ist. Die directe mikroskopische Beobachtung stösst hier auf derartige Schwierigkeiten, dass auch die geübtesten Forscher nicht zu übereinstimmendem Resultate gelangt sind. Während Einige mit Sicherheit aus ihren Wahrnehmungen glauben ableiten zu können, dass die fragliche Schicht nicht nur häufig so zart ist, dass man sie nicht sehen kann, sondern thatsächlich nicht existirt, nehmen Andere ihre Existenz aus verschiedenen Gründen mit Bestimmtheit an.

Während schon Brücke seine Meinung dahin ausgesprochen hatte, dass eine klare Einsicht in den Bau und die Bewegungen des Protoplasma ohne die Annahme einer besonderen Wand der Vacuolen nicht zu erlangen sei, fand diese Auffassung bis vor

wenigen Jahren ihren eifrigsten und begabtesten Vertheidiger in Hanstein. Zum letzten Male in seinen Vorträgen über das Protoplasma[1]) betonte er die Nothwendigkeit der Annahme einer solchen Wand. Freilich konnte auch er dieses Organ durchaus nicht immer deutlich sehen, und für manche Fälle gab er zu, dass es auf dem ersten Blick den Anschein haben möchte, als ob die von den Strömen fortbewegten Körnchen den Fäden und Strängen des Protoplasma äusserlich anhaften und frei in den Zellsaft hineinragen. Aber bei genauerer Untersuchung, z. B. in den scharfen Winkeln zwischen den Stromästen, konnte er sich überzeugen, dass sie dennoch von einer feinen Membran überzogen seien[2]). Es würde mich zu weit führen, seine Argumente hier ausführlich darzulegen, und ebenso wenig ist es hier der Ort, die Beweisgründe seiner Gegner zusammenzustellen und kritisch zu beleuchten. Denn obgleich die erörterte Frage für das richtige Verständniss des ganzen Aufbaues des protoplasmatischen Zellleibes offenbar von der höchsten Bedeutung ist, so lässt sich doch kaum erwarten, dass sie nach der bis jetzt befolgten Methode der directen mikroskopischen Beobachtung zur definitiven Entscheidung gebracht werden wird. Vielmehr scheint es wünschenswerth, ihre Lösung auf einem ganz anderen Wege zu versuchen.

Ein solcher Weg bot sich mir in dem Studium der Veränderungen, welche das Protoplasma während eines langsamen Todes erleidet. Tagelanges Verweilen von mikroskopischen Schnitten aus frischen Geweben in Lösungen indifferenter Substanzen oder der Zusatz äusserst geringer Mengen giftiger Verbindungen, ja sogar ein langsames Erwärmen bis genau an die Temperaturgrenze des Lebens, alle diese Einflüsse machen das Protoplasma langsam sterben. Dabei verhält sich nun die Wand der Vacuolen anders, als die übrigen Theile des Protoplasma. Denn die letzteren sterben rasch, sie sind nach häufig kurzer Zeit starr und wie geronnen, während die Wand der Vacuole noch Stunden, ja nicht selten Tage lang in einem anscheinend unveränderten Zustande bleibt.

1) Hanstein, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen, 1880, S. 157 u. a. a. O.

2) l. c. S. 159.

Wenn man nun diesen Vorgang mit dem der Plasmolyse verbindet und dadurch eine Verkleinerung der Vacuolen und ein Zusammenziehen ihrer Wand veranlasst, so gelingt es meist leicht, diese letztere sichtbar zu machen, ja bisweilen sie völlig vom umgebenden Protoplasma zu isoliren. Es ist klar, dass man zu diesem Zweck sehr verschiedenartige Reagentien verwenden kann, am zweckmässigsten zeigte sich mir aber die Anwendung von Lösungen leicht diffusibler Salze, und zwar in einer viel stärkeren Concentration, als zu einer normalen Plasmolyse erforderlich ist. Wenn nicht besondere Umstände Anderes erheischen, benutze ich stets eine zehnprocentige Lösung von Kalisalpeter, und färbe diese mittelst Eosin schwach roth, um stets auf dem ersten Blick die lebendigen Plasmatheile von den todten unterscheiden zu können. Denn die ersteren nehmen den Farbstoff nicht auf, die letzteren färben sich damit dunkelroth.

Weitaus die meisten Zellen ertragen eine plötzliche Einwirkung dieser Salpeterlösung nicht, sie fangen früher oder später an zu sterben, und zwar in der oben beschriebenen Weise: Hautschicht, Kern, Chlorophyllkörper und weiches Plasma erstarren, die Wand der Vacuolen bleibt aber noch stundenlang frisch und gespannt und für Farbstoffe undurchlässig. Man erkennt sie dann als eine farblose Kugel mit gespannter Wand in dem vom Eosin gefärbten Zellenraume, während die übrigen Partien zusammengeschrumpft und vom Farbstoff intensiv tingirt sind. Ein Blick auf die beiden ersten Tafeln lässt in den meisten Figuren diesen Zustand sofort erkennen (Taf. XXI und XXII).

Die in dieser Weise isolirten Blasen können noch Stunden, bisweilen Tage lang wenigstens einen Theil ihrer ursprünglichen Eigenschaften beibehalten, wenn sie auch selbstverständlich wohl nie normal und gesund, sondern wohl stets mehr oder weniger verändert sein werden. Namentlich behalten sie oft lange Zeit das Vermögen, Farbstoffen den Durchgang völlig zu wehren. Schliesslich aber verlieren sie dieses Vermögen stets. Desgleichen pflegen sie anfangs dehnbar und elastisch zu sein, später aber zu einer steifen und spröden, spannungslosen Haut zu erstarren. In jener Periode aber, wo das äussere Protoplasma bereits todt, die Vacuolenwand aber noch dehnbar und gespannt und für Farbstoffe impermeabel ist, ist

letztere eines genauen Studiums fähig. Dieses veranlasste mich, in den folgenden Abschnitten die wichtigsten Eigenschaften dieses Organes in jener Periode ausführlich zu schildern.

Die physiologische Bedeutung der Vacuolenwandung liegt wesentlich darin, dass sie die innerste lückenlose Schicht um den Zellsaft bildet, und dass sie, wie wir im dritten Abschnitt erörtern werden, für die gelösten Stoffe dieses Saftes impermeabel ist. Denn dadurch bildet sie eine Membran, welche die äusseren Theile der Protoplaste von jenen Stoffen trennt, und somit eine Anhäufung im Zellsaft auch von sonst dem Leben gefährlichen Stoffen erlaubt. Dazu kommt, dass auch die Production und die Anhäufung der osmotischen Stoffe des Zellsaftes, allem Anscheine nach, Functionen dieses Organes sind (vergl. § 4).

Ein eingehendes Studium dieses Organes fordert also vor Allem eine ausführliche Vergleichung seiner Eigenschaften mit denjenigen der übrigen Organe der Protoplaste, und namentlich mit der Hautschicht. Denn nur durch ein solches Studium lässt sich eine Ueberzeugung über die wahre Natur und Bedeutung dieses bis jetzt so so sehr verkannten Theiles des pflanzlichen Protoplasma gewinnen.

Andererseits aber ist die Kenntniss der Veränderungen, welche die Wand der Vacuolen nach dem Tode der übrigen Plasmatheile namentlich in ihrer Permeabilität erleidet und der merkwürdigen plasmolytischen Erscheinungen, durch welche diese sich kund geben, nicht nur für das Studium des betreffenden Organes selbst, sondern namentlich auch für die plasmolytische Methodik von Interesse. Denn bei plasmolytischen Versuchen ist man häufig, zumal bei längerer Versuchsdauer, oder bei nicht völlig unschädlichen Lösungen, der Gefahr ausgesetzt, dass die äusseren Theile des Protoplasma sterben und dass nur die Wand der Vacuole, anscheinend unverändert, oft aber thatsächlich mit in hohem Maasse veränderten osmotischen Eigenschaften, übrig bleibt. Dazu kommt, dass bei schwachen Vergrösserungen und in nicht oder nur schwach plasmolysirten Zellen es häufig schwer zu entscheiden ist, ob dieser Zustand bereits eingetreten ist oder noch nicht. Es ist daher einerseits erforderlich zu wissen, welche Vorsichtsregeln man zu beachten hat, um die erwähnte Gefahr nicht zu fürchten zu brauchen[1]), andererseits

1) Diese Regeln habe ich in einem Aufsatze in der Bot. Ztg. 1884, S. 289

seits aber die Erscheinungen genau zu kennen, welche die verschiedenen plasmolytischen Reagentien in solchen partiell getödteten Zellen hervorrufen.

Diese Ausführungen weisen uns unsere Aufgabe für die beiden folgenden Abschnitte an. Im zweiten werden wir die Wand der Vacuolen möglichst eingehend mit den übrigen Organen der Protoplaste vergleichen, im dritten aber die Veränderungen ihrer Permeabilität während des langsamen Sterbens studiren.

Wünscht man für die Wand der Vacuolen einen besonderen Namen, so schlage ich vor, darin ihre Analogie mit den übrigen Organen der Protoplaste und namentlich mit den von Schimper entdeckten Amyloplasten, sowie mit Arthur Meyer's Trophoplasten zum Ausdruck zu bringen. Es empfiehlt sich dann das Wort Tonoplast, oder Turgorbildner, welches ihre oben hervorgehobene Bedeutung für das Zustandekommen osmotischer Druckkräfte in der Zelle, wie mir scheint, am einfachsten zurückgiebt[1]).

Keine Pflanze eignet sich so vortrefflich zum Studium und zur Demonstration dieser Tonoplaste, wie die Spirogyren, und unter diesen besonders die Formen mit steilen und schmalen Chlorophyllbändern. In seiner Schrift über die Chromatophoren der Algen hebt Schmitz die Spirogyren als ein Beispiel derjenigen Zellen hervor, an denen man öfters ganz deutlich die Protoplasmaschicht zwischen den Chlorophyllkörpern und der Vacuole erkennen kann[2]). Zumal ist solches an jenen Stellen der Fall, wo die vom Kern ausstrahlenden Fäden sich an das wandständige Plasma anheften. An Zellen, welche durch mechanische Eingriffe zum Absterben gebracht und nachher mit Hämatoxylin gefärbt oder mit Pikrinsäure erhärtet waren, konnte er diese innere Grenzschicht des wandständigen Protoplasma vielfach sehr deutlich unterscheiden.

Aus dem angeführten Grunde werde ich die Erscheinungen, welche die Vacuolen der Spirogyra nitida unter der Einwirkung

---

„Zur plasmolytischen Methodik" mitgetheilt, und bei meinen Untersuchungen „Ueber eine Methode zur Analyse der Turgorkraft" in diesen Jahrbüchern, Bd. XIV, S. 427, angewandt.

1) τονος, Turgor; vergl. auch Bot. Ztg. 1884, S. 291.

2) F. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Bonn 1883, S. 26.

einer zehnprocentigen Salpeterlösung darbieten, in den beiden nächsten Paragraphen ausführlich beschreiben und im dritten Paragraphen den Nachweis zu liefern versuchen, dass die Wand der Vacuole allgemein im Pflanzenreich in den verschiedenartigsten Zellsaft enthaltenden Zellen, mittelst dieser Methode, sichtbar gemacht werden kann.

§ 1. Beobachtungen an Spirogyra nitida bei langsamer Einwirkung der plasmolytischen Reagentien.

Taf. XXI, Fig. 1—7.

Seit mehreren Jahren cultivire ich Spirogyra nitida in grossen Aquariumgläsern und in flachen, erdenen Schüsseln in einem Raume neben meinem Arbeitszimmer, wo sie stets von oben her ein hinreichendes, oft ein ziemlich starkes Licht erhält. Die Pflanzen wachsen sehr üppig und sind stets äusserst reich an Stärke; bei Behandlung mit Jod werden die Fäden tiefschwarz. Ihre Zellen sind von sehr ungleicher Länge, bisweilen nur wenig länger wie breit, erreichen sie oft eine 4—5 mal grössere Länge; in beiden Fällen gleich vor der Theilung. Die Chlorophyllbänder zeigen aber noch grössere Verschiedenheit. Waren die Zellen während mehrerer Tage nur schwach beleuchtet, so tritt die Stärke in den Hintergrund und die Bänder sind breit, lebhaft grün und mit schön gezacktem Rande. Je stärker aber die Beleuchtung, um so blasser und schmäler werden die Bänder, um so undeutlicher die Zackungen des Randes. Gar häufig scheint das ganze Band nur aus einer Reihe von grösseren und kleineren Stärkekörnern zu bestehen. In den meisten Zellen sind die Bänder nur schwach spiralig gewunden, oft pro Zelle nicht mehr als eine halbe Schraubenwindung beschreibend; bisweilen aber noch viel weniger steil.

Bringt man die Fäden in 1—2procentige Lösungen von Kalisalpeter, so beobachtet man darin keine Veränderungen. Stärkere Lösungen, zumal 10procentige, rufen aber die Erscheinung der Plasmolyse hervor. Es lässt sich dabei meist nicht wohl vermeiden, dass das Reagens in einige Zellen rascher, in andere aber langsamer eindringt, und dass man also die verschiedensten Arten der Einwirkung in demselben Präparate in bunter Abwechslung erblickt. Diesen für die Demonstration offenbar günstigen Umstand wollen

wir aber bei der Beschreibung möglichst ausser Acht lassen und die Folgen des raschen Eindringens des Salzes sämmtlich für den nächsten Paragraphen aufbewahren.

Bei langsamer Einwirkung erfolgt eine normale Plasmolyse. Es hebt sich das Protoplasma anfänglich an den Ecken, dann von den Endflächen, später auch von den Seitenwänden ab, indem es sich immer mehr der Kugelform nähert, diese aber nur in den kleineren Zellen wirklich erreicht. Zahlreiche äusserst feine Fäden verbinden wenigstens anfänglich die Hautschicht mit der Zellhaut. Die Chlorophyllbänder sind einander näher gerückt und dadurch häufig mehr oder weniger undeutlich geworden (Taf. XXI, Fig. 1). Hat man die Salpeterlösung mit Eosin schwach roth gefärbt, so dringt der Farbstoff, wie bekannt, zwar durch die Zellhaut hindurch, nicht aber in das Protoplasma hinein.

Wenn man nun solche, in normaler Weise plasmolysirte Zellen unter dem Deckglase Stunden lang in der zehnprocentigen Salpeterlösung aufbewahrt, so kann man darin die auf Taf. XXI, Fig. 2—7 abgebildeten Veränderungen beobachten. Die Figuren stellen aber nur einzelne typische Fälle aus dem fast unerschöpflichen Formenreichthum der eintretenden Erscheinungen vor. Nach $^1/_2$—2 Stunden fangen die äusseren Schichten des Protoplasma an zu sterben, wobei sie stellenweise zerreissen, sich contrahiren und den Farbstoff aus der umgebenden Salzlösung in sich anhäufen[1]). Die Wand der Vacuolen trägt aber zunächst keine Zeichen irgend welcher Veränderung und bleibt zumal dehnbar und elastisch und impermeabel für das Eosin. Die Vacuolen liegen somit als farblose Kugeln im blassrothen Zellenraum. In den Chlorophyllbändern combinirt sich die natürliche grüne Farbe mit der des Eosins zu einem tiefen Braun. Am interessantesten sind aber die Folgen der allmähligen Contraction der äusseren Schichten des Protoplasma bei ihrem langsamen Tode. Denn dadurch üben sie einen Druck auf die von ihnen eingeschlossenen Vacuolen aus. Bisweilen werden diese dabei stellenweise eingeschnürt; meist aber zerreist das sterbende Protoplasma an einem oder an beiden Enden und schiebt sich dann

1) Das Eosin färbt die gestorbenen Plasmatheile in der Salpeterlösung weit intensiver als in wässeriger Lösung.

allmählig von den lebenden Zellsaftblasen ab, diese stellenweise entblössend (Fig. 2, 3). Je nachdem die Contraction nun rasch oder langsam vor sich ging, sind die Veränderungen kleinere oder grössere. Denn im ersteren Falle behalten die Theile nahezu die Lage, welche sie vor dem Tode einnahmen, im letzteren aber können die Vacuolen langsam fortgeschoben und dadurch endlich mehr oder weniger aus den todten Hüllen befreit werden. In Fig. 3 sieht man sie halbwegs, in Fig. 4 und 5 sieht man einzelne vollständig herausgeschoben; todtes Protoplasma haftet ihnen nicht mehr an. Einen ähnlichen Zustand bildet Fig. 6 ab, hier sind aber gleichzeitig die Chlorophyllbänder völlig desorganisirt, und haftet der einen Vacuole äusserlich noch eine Partie des todten Plasma an (Fig. 6 t) [1]).

Das Heraustreten der von ihrer Wand umgebenen Vacuolen aus dem übrigen Protoplasma während des Sterbens sah ich zu wiederholten Malen unter meinen Augen stattfinden. Einen solchen Fall habe ich z. B. in Fig. 7 A und B abgebildet. Es war dieses eine beim Präpariren geknickte Zelle, welche ich behufs des Zeichnens wieder nahezu gerade gebogen hatte. Fig. 7 A stellt den Zustand sofort nach dieser Behandlung dar. Während ich nun die Zeichnung mit der Camera lucida aufnahm, zeichnete und färbte, schob sich die Vacuole β allmählig weiter aus dem übrigen Protoplasma hervor, bis sie endlich sich von diesem völlig befreite (B). Bisweilen sieht man deutlich, dass die Contractionen beim Sterben, wohl in Folge der plötzlichen Aufhebung gewisser Widerstände, stossweise vor sich gehen, und dass bei diesen Stössen die Vacuolen herausgeschoben werden. Häufiger aber kommt es vor, dass ein äusserer Druck in dieser Richtung mithelfen muss. Durch schwachen Druck auf das Deckglas oder durch vorsichtiges Biegen eines Fadens gelang es mir mehrfach Vacuolen zu befreien. Bewahrt man die Präparate längere Zeit auf und verdunstet nun die Flüssigkeit am Rande des Deckglases, so drückt letzteres stärker auf die Fäden,

1) In den Figuren ist zwischen dem todten Protoplasma und der Zellhaut eine feinkörnige Masse abgebildet, welche den ganzen Zellenraum mit einem äusserst feinen Niederschlag erfüllt. In Eosin färben sich die Körnchen deutlich dunkelroth. Vor dem Tode des äusseren Protoplasma beobachtete ich diese Körnchen nicht (Fig. 1). Ihre Natur blieb mir unbekannt. Auf Taf. XXIV habe ich diese Körnchen in den Figuren nicht eingezeichnet.

und in diesen beobachtet man dann zahlreiche ausgetretene Vacuolen.

Das Austreten der Vacuolen wurde bei verschiedenen Spirogyra-Arten bereits von den älteren Autoren beobachtet. Da sie aber ihre Lösungen nicht färbten, blieb ihnen die Bedeutung der Erscheinung unbekannt. In Karsten's „Histologischen Untersuchungen" (1862) findet man auf Taf. III mehrere Figuren, in denen kugelförmige Blasen in den Zellen neben dem übrigen contrahirten Inhalt liegen. In den „Pflanzenphysiologischen Untersuchungen" von Nägeli und Cramer (Heft I) bildet Nägeli auf Taf. II in Fig. 10 A und B einen Fall ab, in welchem offenbar die Vacuole durch die sich contrahirenden Chlorophyllbänder seitlich zwischen diesen hindurch gepresst wird. Aehnliche Beobachtungen führt Hofmeister in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle" S. 70 u. 71 von Oedogonium und Spirogyra an. Ohne Zweifel werden auch andere Mikroskopiker ähnliche Zustände beobachtet haben, denn unter vielen Hunderten von Präparaten mit plasmolysirten Spirogyren kam es mir nur selten vor, dass solche in keiner Zelle eingetreten wären [1]).

§ 2. Beobachtungen an Spirogyra nitida bei rascher Einwirkung der plasmolytischen Reagentien.

Taf. XXI, Fig. 8—11.

Dringt die Salpeterlösung rasch in die Zellen ein, so verursacht sie oft keine normale Plasmolyse, sondern tödtet sofort die äusseren Schichten des Protoplasten, und es bleibt nur die Wand der Vacuole am Leben. Es kann dieses so plötzlich geschehen (Taf. XXI, Fig. 8), dass die Hautschicht und die Chlorophyllbänder sich nicht merklich contrahiren, sondern ihre ursprüngliche Wandlage auch im todten Zustande beibehalten. Die Vacuole wird dann innerhalb

---

1) Bei Siphoneen und anderen grosszelligen Algen, die in Alkohol conservirt waren, beobachtete Schmitz vielfach eine Spaltung des wandständigen Protoplasma in zwei Schichten. Nach seiner Beschreibung vermuthe ich, dass die innere Schicht, welche sich stärker contrahirte als die äussere, dieselbe war als die hier beschriebene Wand der Vacuole. Vergl. Die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. S. 41.

des vom todten Protoplasma umschlossenen Raumes frei und zieht sich zu einer oder mehreren Kugeln zusammen, welche bei Anwesenheit von Eosin als farblose Blasen in der rothen Flüssigkeit sichtbar sind. Häufig verfolgte ich die Contraction dieser Blasen vom Anfang an. Zuerst haben sie selbstverständlich eine cylindrische Form, indem sie dem äusseren Protoplasma überall dicht angeschmiegt sind, mit Ausnahme der Mitte der Zelle, wo sie den Kern und das den Kern befestigende Protoplasma berühren. Ich sah sie sich zuerst an ihren Enden ablösen, den Cylinder kürzer, aber nicht gleichzeitig dünner werden; bald waren sie in der Längsansicht fast genau viereckig und erst dann fingen sie an, sich zu Kugeln abzurunden. Es beweist diese Beobachtung auch, wenn das noch nöthig sein sollte, dass die kugeligen Blasen factisch keine anderen Gebilde sind, als die schon in der normalen lebendigen Zelle vorhandenen Wandungen der Vacuolen.

Je nach der Länge der Zelle, ihrem Alter nach der letzten Theilung und der Art und Weise des Eindringens der Salzlösung, wechselt die Zahl der Vacuolen in diesen Versuchen. Die grossen findet man meist zu zwei in jeder Zelle, bisweilen zu vier, oft aber nur eine einzige. Die kleineren Vacuolen, welche oft aus der Umgebung des Kernes herrühren (Fig. 9), wechseln noch mehr in der Zahl. Wie gross auch ihre Anzahl sein möge, stets sind sie, wenigstens die grössten unter ihnen, durch Spaltung aus der ursprünglichen Vacuole der intacten Zelle entstanden, wie ich solches im nächsten Abschnitt § 1 beschreiben werde. Man vergleiche auch die Fig. 1 auf Taf. XXIV.

Zwischen diesem Falle und den im vorigen Paragraphen beschriebenen Erscheinungen findet sich nun stets eine ganze Reihe von Uebergängen. Denn wenn das äussere Protoplasma, beim Eindringen des Salzes, nur langsam stirbt und also doch noch theilweise plasmolysirt wird, so werden Zustände erreicht werden müssen, wie sie in den Figuren 9 und 10 abgebildet sind. Das Protoplasma hat die Wand allseitig verlassen und sich auf ein kleineres Volumen zusammengezogen, ohne aber die Contraction so weit fortführen zu können, wie dieses bei der normalen Plasmolyse, z. B. in Fig. 1, der Fall sein würde. Dadurch blieb den Vacuolen die Gelegenheit offen, sich innerhalb der sterbenden Hautschicht mehr oder weniger

vollständig zu Kugeln zu contrahiren, ähnlich wie in der in Fig. 8 abgebildeten Zelle.

Auch in Rohr- und Traubenzuckerlösungen beobachtete ich dieselben Erscheinungen, wenn auch bei Weitem nicht so häufig wie in Salzlösungen.

Hübsche Bilder bekommt man, wenn man zu den Präparaten, welche Zellen wie die in Fig. 8, 9 und 10 abgebildeten enthalten, einen kleinen Tropfen einer schwachen Jodlösung in Jodkalium zusetzt. Wirkt diese in voller Stärke ein, so tödtet sie die Zellsaftblasen und diese schrumpfen zusammen, wo sie aber durch die Salpeterlösung hinreichend verdünnt ist, färbt das Jodium nur die Stärkekörner blau, wird dabei aber so vollständig absorbirt, dass die Saftblasen keinen Schaden nehmen. Man sieht dann diese letzteren als gespannte, lebendige Blasen inmitten der blaugefärbten Stärkekörner. Enthält die Lösung Eosin, so sind die Blasen farblos in der röthlichen Flüssigkeit und ist die Erscheinung also noch auffallender. Es ist selbstverständlich, dass dieser Zustand nur ein bald vorübergehender ist, wenn man einem weiteren Eindringen des Jodiums nicht sofort vorbeugt.

Bis jetzt habe ich die normale Plasmolyse als durch langsames, die Contraction der Vacuolen innerhalb der nicht oder nur wenig contrahirten Hautschicht als durch rasches Eindringen des Salzes verursacht, betrachtet. Es geschah dieses in Uebereinstimmung mit der bereits von Hofmeister [1]) erwähnten Erfahrung, dass die Protoplaste der Spirogyren sich beim langsamen Tode contrahiren und von der Zellhaut zurückziehen, beim plötzlichen Tode aber, z. B. beim Eintauchen in kochendes Wasser, oft ohne merkliche Contraction erstarren. Es schien mir aber keineswegs überflüssig, diese Auffassung auch durch directe Versuche zu beweisen. Es kann dieses in sehr verschiedener Weise geschehen. Brachte ich wenige Spirogyra-Fäden in zehnprocentige Salpeterlösung ohne Deckglas, so beobachtete ich nach wenigen Minuten überall die zuletzt genannte Contraction der Vacuolen. Brachte ich dagegen ähnliche Fäden in eine geringe Menge derselben Lösung unter Deckglas, und wurde die die Zellen zunächst umgebende Flüssigkeit also beim Ein-

1) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, S. 11.

dringen in die Zellen rasch verdünnt, so dauerte es lange Zeit, bevor die Plasmolyse eintrat, diese war aber fast überall eine normale. Letzteres war sowohl in krankhaften als in völlig gesunden Fäden und sowohl in Zellen mit breiten grünen als in solchen mit schmalen blassen Chlorophyllbändern der Fall. Brachte ich Fäden in 4—5 pCt. Salpeter, so trat in fast allen Zellen allmählig eine normale Plasmolyse, wenn auch in geringem Grade, ein. Solche Fäden, jetzt plötzlich in die zehnprocentige Lösung, in einem Uhrgläschen gebracht, zeigten nachher gleichfalls in allen Zellen die normale Plasmolyse, nun aber bedeutend verstärkt. Dasselbe erreichte ich, als ich die Fäden erst in eine Lösung von etwa 13 pCt. Rohrzucker (isotonisch mit etwa $2^1/_2$ pCt. KNO_3) brachte und nachher plötzlich in die zehnprocentige Salpeterlösung tauchte.

Bekanntlich diffundiren Rohr- und Traubenzucker viel langsamer als Salpeter. Dementsprechend dringen sie auch langsamer in die Zellen ein und verursachen sie deshalb relativ viel mehr normale Plasmolyse und viel seltener die Erscheinung der alleinigen Contraction der Vacuolen. Nicht selten fand ich sogar in Zuckerlösungen von derselben wasseranziehenden Kraft, wie die zehnprocentige Salpeterlösung, in allen Zellen normale Plasmolyse. Die Concentration dieser Lösungen war für Traubenzucker 27 pCt. (= 1,5 Mol.) und für Rohrzucker 51 pCt. (= 1,5 Mol.). Ebenso in starkem Glycerin.

Auch diese Versuche lehren also, dass ein langsames Eindringen normale Plasmolyse zur Folge hat, ein rasches aber bald den Tod der äusseren protoplasmatischen Schichten herbeiführt. Ob die Zellen gesund oder krankhaft, grün oder blass, mit schönen breiten oder mit schmalen Chlorophyllbändern ausgestattet und reich oder arm an Stärke sind, hat, wie soeben bemerkt, auf diese Erscheinungen höchstens einen sehr untergeordneten Einfluss. Auch beobachtete ich sie alle nicht nur an den cultivirten Spirogyren, sondern auch an frisch im Freien eingesammeltem Material und andererseits an Fäden, welche über eine Woche im Dunkeln verweilt hatten. Auch sind die Erscheinungen keineswegs auf die Spirogyra nitida beschränkt, denn ich habe sie bei mehreren anderen Arten dieser Gattung, wenn auch nicht in gleich schöner Weise, zurückgefunden.

§ 3. Beobachtungen an anderen Arten.
Taf. XXII, Fig. 1—11.

Die in den beiden vorigen Paragraphen beschriebenen Erscheinungen habe ich, ausser bei verschiedenen Arten der Gattung Spirogyra, noch mehr oder weniger vollständig bei einer langen Reihe von höheren Pflanzen und in den verschiedensten Organen und Geweben angetroffen, und ich zweifle nicht, dass man sie bei weiterem Forschen gleichfalls bei allen übrigen Gewächsen, vielleicht mit Ausnahme der allerniedrigsten, zurückfinden wird. Ueberall, wo Zellen turgesciren, besitzt nach meiner Ueberzeugung die Vacuole eine eigene Wand.

Die folgenden Beispiele mögen genügen, um das allgemeine Vorkommen dieses Organes darzuthun. Ich beschreibe zuerst diejenigen Fälle, in denen in der normal plasmolysirten Zelle die Wand der Vacuole das äussere Protoplasma überlebte (Taf. XXII, Fig. 3, 6, 7 und 11), in zweiter Linie aber jene, wo das Protoplasma sofort beim Eindringen des Reagens starb und sich nicht contrahiren konnte, wo also die Vacuole innerhalb des todten Zellinhaltes völlig isolirt wurde (Taf. XXII, Fig. 1, 2, 4, 5 und 9). Die ersteren sind den für Spirogyra in § 1 beschriebenen Vorgängen analog, die letzteren aber den in § 2 behandelten.

Tradescantia discolor (Taf. XXII, Fig. 6). Die violetten Zellen der Oberhaut auf der Unterseite der langen schmalen Blätter dieser Art bilden eins der besten Materialien zum Studium der plasmolytischen Erscheinungen. Ein Präparat dieser Oberhaut wurde in zehnprocentige Salpeterlösung gebracht, welche mit Eosin schwach roth gefärbt war; nach einiger Zeit wurde der Farbstoff mit farbloser Salpeterlösung möglichst gut ausgewaschen. In fast allen Zellen war der Inhalt stark plasmolysirt und meist noch einseitig der Wand angeschmiegt. Das Protoplasma war überall todt und roth gefärbt, der Kern dunkler. In vielen Zellen, wie z. B. in Fig. 6 B war die Hautschicht noch mit einigen oder zahlreichen feinen oft verzweigten Fäden mit der Zellhaut verbunden; wo diese Fäden nicht zu dünn waren, hatten sie eine deutliche rothe Farbe. Die Vacuolen enthielten noch den violetten Farbstoff, dessen Farbe jetzt selbstverständlich dunkler war als in den normalen Zellen. Neben der grossen

Vacuole waren bisweilen 1—2 oder auch mehrere kleinere vorhanden, wie in Fig. 6 A. In den Vacuolen lagen grosse dunkle runde Körner, welche ich in den normalen Zellen nicht gesehen hatte.

Innerhalb des todten Protoplasma behielt also die Wand der Vacuolen ihre Eigenschaft, dem Farbstoff des Zellsaftes den Durchgang völlig zu verhindern, sie war also wenigstens in dieser Beziehung noch unverändert. Auch strebten sie fortwährend, sich zu Kugeln abzurunden. Während der Ausarbeitung der Figur gelang dieses der grösseren Vacuole in der Zelle A, und nach vier Stunden fand ich überall im Präparat die Vacuolen bedeutend stärker abgerundet als gleich nachdem ihre Contraction vollendet war. Nach kürzerer oder längerer Zeit fängt die Farbe an zu verblassen; bisweilen geschieht dies plötzlich, wohl durch ein Platzen der Blase, bisweilen sehr langsam. So verschwand noch während des Zeichnens eine der beiden kleineren Vacuolen in A völlig, und waren nach vier Stunden die Vacuolen in mehreren Zellen schon verblasst, in anderen aber noch mit unveränderter Farbe.

Dass der rasche Tod des äusseren Protoplasma eine Folge des plötzlichen Eindringens des Reagens war, geht aus folgendem Controlversuch hervor. Es wurden Präparate erst eine halbe Stunde in 2 pCt., dann ebenso lange in 5 pCt. und erst nachher in 10 pCt. Salpeterlösung gebracht. Die Plasmolyse war jetzt eine normale; zugesetztes Eosin färbte weder das Protoplasma noch die Kerne.

Lässt man normal plasmolytische Zellen längere Zeit in den Lösungen liegen, so pflegt erst das äussere Protoplasma zu sterben, während die Saftblasen noch längere Zeit für den Farbstoff der Vacuole impermeabel bleiben. So z. B. nach viertägigem Aufenthalt in Lösungen von schwefelsaurem Kali, von schwefelsaurer Magnesia. Junge Zellen zeigen dieselbe Erscheinung früher, so z. B. in Salpeter- und in Kochsalzlösungen schon nach 24 Stunden. Setzt man dem Salze eine Säure zu, z. B. Salzsäure oder Salpetersäure (0,1—0,2 Aeq.), so sind in den ausgewachsenen Zellen schon nach wenigen Minuten das äussere Protoplasma und der Kern todt, während die Wand der Vacuole häufig noch 6—12 Stunden, bisweilen sogar noch länger, für den Farbstoff impermeabel bleibt. Auch andere Gifte, z. B. schwache Jodlösung haben denselben Erfolg und zwar sowohl in plasmolysirten als in nicht plasmolysirten Zellen.

Im dritten Theile dieses Aufsatzes werden wir diesen Umstand benutzen, um die Diffusions-Eigenschaften der Vacuolenwände nach dem Tode des übrigen Protoplasma, eingehender zu studiren.

Curcuma rubricaulis, rothe Epidermiszellen der Blattscheide. Bei den Versuchen des dritten Theiles wurde wiederholt constatirt, dass das äussere Protoplasma und der Kern gestorben und dunkelgefärbt waren, während die Wand der Vacuole den Farbstoff des Zellsaftes noch nicht hindurchliess. Die meisten dort zu behandelnden Versuche beziehen sich, wie für Tradescantia, gerade auf diesen Zustand.

Agave americana, Taf. XXII, Fig. 7. Längsschnitte aus einem erwachsenen Blatte in zehnprocentiger, mit Eosin gefärbter Salpeterlösung. Ueberall sieht man nach einiger Zeit die Zellinhalte zu grossen Kugeln contrahirt, deren Inhalt das Eosin nicht aufnimmt. Die Blasen sind die Wände der Vacuolen; ihnen haftet äusserlich das übrige, gestorbene Protoplasma mit rother Farbe an. Am schönsten ist die Erscheinung in den kleineren Zellen in der Umgebung der Gefässbündel.

Allium Cepa, Taf. II, Fig. 10, 11. Längsschnitte aus der schuppenförmigen, in der Zwiebel beschlossenen Basis eines Blattes. Zellen noch jung. Die mit Eosin roth gefärbte zehnprocentige Salpeterlösung wurde vor dem Zeichnen der Fig. 11 mit farbloser Salpeterlösung von derselben Stärke ausgewaschen, um die todten Protoplasmatheile schärfer hervortreten zu lassen. In allen Zellen war nach einiger Zeit der Inhalt völlig plasmolysirt, aber das äussere Protoplasma und der Kern hatten den Farbstoff absorbirt und waren also gestorben, während die Vacuolen keinen Farbstoff aufgenommen hatten. Auch war, wie in der Figur 11 ersichtlich, das äussere Protoplasma ohne Spannung. So lange die Hautschicht lebt, bildet sie bei der Plasmolyse genau eine Kugel, der der Kern auf der Innenseite anliegt, wie man sehen kann, wenn man die starke Salzlösung nicht mit einem Male, sondern in stufenweise zunehmender Concentration einwirken lässt, oder wenn man an ihrer Stelle eine Zuckerlösung anwendet. Diesen Zustand habe ich in Fig. 10 abgebildet, welche die normale Plasmolyse in einer Rohrzuckerlösung von 25 pCt. darstellt und in welcher die Kerne und das äussere Protoplasma noch lebendig und somit von Eosin nicht gefärbt sind.

Lässt man solche Zellen aber in der Lösung, bis die Hautschicht stirbt, so nimmt die Vacuole, genau so wie beim plötzlichen Eintauchen in die zehnprocentige Salpeterlösung, Kugelform an, während der Kern ihr jetzt äusserlich anliegt; die osmotische Spannung findet sich jetzt also nur noch in den Vacuolen.

Eine halbe Stunde später fingen die Zellsaftblasen im Präparate an zu sterben und schrumpften zusammen; die gezeichneten Zellen waren aber nach dieser Zeit noch unverändert; ihre Vacuolen starben erst nach einer weiteren Stunde.

Funkia ovata. Auf Längsschnitten des unteren Theiles eines jungen Blattstieles beobachtete ich sowohl die normale Plasmolyse, bei der der Kern, ähnlich wie dieses für die vorige Art in Fig. 10 abgebildet ist, innerlich der kugelförmigen Hautschicht anlag, als auch den Zustand, in welchem Kern und Protoplasma gestorben waren und äusserlich der noch lebenden Wand der Vacuole, die jetzt die Kugelform angenommen hatte, anhafteten, wie dieses soeben für Allium Cepa in Fig. 11 dargestellt wurde.

Imatophyllum miniatum. Auf Längsschnitten ganz junger, noch gelbgefärbter Blätter beobachtete ich im Parenchym in der rothen zehnprocentigen Salpeterlösung ähnliche Zustände, wie der in Fig. 11 abgebildete, aber auch Zellen, in denen das Protoplasma sich nur wenig contrahirt hatte, bevor es starb und wo sich somit die Vacuole als lebendige, farblose Blase im inneren des halbwegs contrahirten Protoplasten zusammenzog.

Lomaria zamioides, Taf. XXII, Fig. 3. Epidermis der Blattoberseite, in zehnprocentiger rother Salpeterlösung. Plasmolyse anfangs normal, aber nach 1—2 Stunden starben die äusseren Theile der Protoplaste ab, während die Zellsaftblasen noch längere Zeit farblos und gespannt blieben. Ihnen haften äusserlich die rothen Kerne und braunen Chlorophyllkörner sowie die Reste der Hautschicht an.

Hydrocharis Morsus Ranae, Taf. XXII, Fig. 8. Die Wurzelhaare dieser Pflanze dienen bekanntlich als Beispiel für die Rotation des Protoplasma. Ihre normale Plasmolyse ist von Hofmeister in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“ S. 52 abgebildet und beschrieben worden. Er lehrte, dass die Rotation noch fortschreitet, nachdem das Protoplasma unter der Einwirkung der plasmolytischen Reagentien sich bereits in mehrere Theile gespalten hat.

Brachte ich die Objecte in zehnprocentige Salpeterlösung, so starb die Hautschicht und das strömende Protoplasma in den meisten Haaren bald, wobei es sich von der Wand zurückzog und sich mit Eosin dunkel färbte. Die Vacuole aber spaltete sich in zahlreiche Theile, welche sich unter der wasserentziehenden Wirkung des Salzes verkleinerten und eine mehr oder weniger kugelige Form annahmen. Sie nahmen das Eosin nicht auf und lagen also als farblose Blasen im rothen Protoplasma. Bei Verdünnung der umgebenden Salzlösung sah ich die Vacuolen platzen und ihre Wand zusammenschrumpfen.

Wir kommen jetzt zu denjenigen Fällen, in denen sich nicht das Protoplasma, sondern nur die Vacuolen contrahirten, und fangen an mit:

Vallisneria spiralis, Taf. XXII, Fig. 1. In den Parenchymzellen der Blätter dieser Pflanze, welche gleichfalls ein sehr bekanntes Beispiel für die Rotationsbewegung bilden, ruft zehnprocentige Salpeterlösung die verschiedensten Formen der Plasmolyse hervor. Die beiden Extreme habe ich in Fig. 1 A und B abgebildet. Die Zelle A stellt einen Fall der normalen Plasmolyse, welche in meinen Versuchen in weitaus den meisten Zellen eintrat, dar; der ganze Protoplast ist allseitig von der Zellhaut isolirt, mit Ausnahme von einzelnen feinen Fäden, welche stellenweise von ihm zur Zellwand laufen. Die Vacuole hat sich in zwei Theile gespalten, zwischen diesen ist das Protoplasma zu einem dünnen Faden ausgezogen. Der Zellsaft ist in der roth gefärbten Umgebung farblos geblieben, ebenso der Kern (*k*) und die Hautschicht; die Chlorophyllkörner sind noch grün. In B ist dagegen die Hautschicht gestorben, ohne sich zu contrahiren, ihr haften der rothe Kern (*k*) und die jetzt braunen Chlorophyllkörner an. Die Vacuole hat sich in vier Theile getrennt, welche jetzt als Blasen mit gespannter Wand und farblosem Inhalt in der rothen Salzlösung liegen (*v*). Andere Zellen zeigten wieder andere Zustände; so verkehrten z. B. einige in dem Zustand, der auf Taf. XXI in Fig. 2 für Spirogyra abgebildet ist. Wieder in anderen war das Protoplasma nicht contrahirt und lag die Vacuole als eine grosse Blase von cylindrischer Form in der Mitte der Zelle.

Tradescantia virginica, Taf. XXII, Fig. 4. Die violetten

Haare der Staubfäden, dieses vielfach studirte Beispiel der Circulationsbewegung, habe ich gleichfalls unter der Einwirkung der zehnprocentigen Salpeterlösung untersucht. Auch für diese Zellen hat Hofmeister (Die Lehre von der Pflanzenzelle, S. 51) die normale Plasmolyse abgebildet und beschrieben. Er benutzte dieselbe Salpeterlösung und sah, dass unter deren Einwirkung die den Zellsaft durchziehenden Protoplasmastränge sofort eingezogen wurden; spülte er nach kurzer Zeit das Salz mit Wasser aus, so wurden nach 10—12 Minuten neue Stränge und Fäden vom wandständigen Protoplasma aus in die Vacuole gestülpt. Als ich selbst die Haare aus einer nahezu geöffneten Blüthenknospe in die zehnprocentige Salpeterlösung brachte, beobachtete ich gleichfalls in weitaus den meisten Zellen eine normale Plasmolyse, in anderen dagegen starb das äussere Protoplasma unter der Einwirkung des Reagens, entweder während es sich contrahirte, oder ohne Spur von Ablösung von der Zellhaut, wie in Fig. 4. Dabei contrahirten sich die Vacuolen zu kugeligen Blasen (*v*), welche den jetzt dunkler gefärbten Zellsaft enthielten; die Wand der Vacuolen liess diesen nicht durch. Als ich Eosin zufügte, färbte sich das Protoplasma roth, der Kern (*k*) dunkler, die Vacuolen nahmen diesen Farbstoff aber nicht auf. Bisweilen sah ich innerhalb eines gestorbenen Protoplasten zwei bis drei oder sogar mehrere lebendige Vacuolen. Genau dieselben Erscheinungen beobachtete ich auch an den Haaren der Staubfäden der verwandten Tradescantia rosea.

Philodendron rotundifolium. Weisse Spitzen der sonst braunen Luftwurzeln. Sowohl in der parenchymatischen Rinde wie in den Elementen des jungen Gefässbündels tödtete die Salpeterlösung die äusseren Schichten des Protoplasma rasch und zogen sich innerhalb dieser die Vacuolen zusammen, wobei sie sich, je nach der Länge der Zelle in mehr oder weniger zahlreiche Theile spalteten. Letztere sah ich als farblose kuglige Blasen in der vom Eosin gefärbten Umgebung. Kerne dunkelroth.

Hyacinthus orientalis, Taf. XXII, Fig. 2. Die abgerissene Oberhaut eines Zwiebelschuppens in zehnprocentiger Salpeterlösung mit Eosin. In fast allen Zellen war das Protoplasma wandständig geblieben und sammt dem Kern (*k*) roth gefärbt; die Vacuolen zu meh-

reren grösseren und kleineren farblosen Blasen (*v*) contrahirt. Dasselbe sah ich in der Oberhaut eines Blattes und in der eines Blüthenschaftes. Auch die Oberhaut der Zwiebelschuppen von Allium Cepa zeigte diese Erscheinung in gleicher Ausprägung.

Pachyphytum bracteatum, Taf. XXII, Fig. 9. Eine grosse Parenchymzelle aus dem Blatte dieser Crassulacee. Versuchsanordnung und Erfolg wie bei Hyacinthus. Vacuolen meist in jeder Zelle eine grosse und zahlreiche relativ sehr kleine Blasen mit farblosem Inhalt bildend. Dasselbe in der Blattoberhaut mehrerer anderer Crassulaceen, wie z. B. von Rochea falcata. Bei stufenweiser Zunahme der Concentration der Salpeterlösung zeigten die Zellen desselben Gewebes von Pachyphytum normale Plasmolyse.

Ilex aquifolium, Taf. XXII, Fig. 5. In vielen Zellen des Fruchtfleisches stirbt das Protoplasma in der Salpeterlösung sofort, ohne sich zu contrahiren, und es kann sich die Vacuole also von den übrigen Theilen des Inhaltes isoliren (*v*). Der Kern (*k*) bleibt wandständig und färbt sich dunkel. Häufig sieht man dabei zahlreiche kleine farblose Vacuolen neben der einen grossen Blase. Nach 1—2 Stunden hat sich in den meisten Zellen der Zustand nicht verändert, dann aber fangen die Wände der Vacuolen an zu sterben und sich zu färben. In Zuckerwasser werden diese Zellen in normaler Weise plasmolysirt. Auch das Fruchtfleisch von Symphoricarpus racemosa zeigte die Isolirung der Vacuolen in der Salpeterlösung sehr schön.

Primula sinensis. In den Parenchymzellen des jungen Blattstieles sah ich in der rothen Salpeterlösung sowohl die normale Plasmolyse mit darauf folgendem partiellen Tode des Protoplasma (ähnlich wie in Fig. 7) als auch die Contraction der Vacuolen innerhalb der nicht contrahirten Hautschicht (wie z. B. in Fig. 9). Dasselbe beobachtete ich im Stengel von Diclytra spectabilis, Delphinium Cheilanthus, Bryonia dioica, Sisymbrium strictissimum, im Blattstiel von Rheum rhaponticum und bei vielen anderen Arten.

Drosera rotundifolia. In den Drüsenstielen auf den Blättern dieser Art zeigen die Zellen bekanntlich, bei der Aufnahme thie-

rischer Nahrung, die Erscheinung der Aggregation. Auch in diesen Zellen liess sich mittelst der Salpeterlösung die Wand der Vacuole leicht nachweisen [1]).

§ 4. Die Wand der Vacuolen in den jüngsten Zuständen der Zellen.

Bis jetzt haben wir die Wand der Vacuolen in erwachsenen oder doch schon ziemlich weit in ihrem Wachsthum vorangeschrittenen Zellen aufgesucht. Hier enthielt jede Zelle nur Eine Vacuole. Offenbar war es nun wichtig, diese Wand auch in jüngeren Zuständen nachzuweisen, wo das Protoplasma noch schaumartig ist und die zahlreichen kleinen Vacuolen sich noch nicht zu einer einzigen vereinigt haben. Dabei lohnte es sich, zu versuchen, um wie junge Vacuolen man die Wand noch sichtbar machen könnte.

Es war nicht leicht, zur Beantwortung dieser Frage ein geeignetes Material zu finden. Ich fand dieses aber in den jüngsten Wurzelspitzen, und namentlich in denjenigen Zellen, welche später die weiten Xylemgefässe der Wurzeln bilden werden. In der Nähe des Vegetationspunktes sind diese Zellen noch weniger hoch als breit und können sie also auf Querschnitten studirt werden. Für dieses Studium benutzte ich zum Theil die in den vorigen Paragraphen beschriebene Methode, zum Theil auch Methoden, welche erst im zweiten Abschnitt entwickelt werden sollen. Ich verweise den Leser dafür also auf jenen Theil meines Aufsatzes.

Zea Mais. Von kräftig entwickelten Knotenwurzeln machte ich Querschnitte in einer Entfernung von etwa 2—3 mm von der Spitze; sie waren nur wenig dicker als die Gefässzellen hoch waren; die meisten dieser Zellen waren somit vom Schnitt getroffen, einzelne aber intact geblieben. Brachte ich die Schnitte in einer fünfprocentigen Zuckerlösung unter das Mikroskop, so war in den intacten Gefässzellen der schaumartige Bau des Protoplasma sehr schön zu beobachten. Auf optischen Durchschnitten zeigte es das Bild

1) Ueber die Rolle, welche die Wand der Vacuole bei der Aggregation spielt, vergleiche man einen demnächst in der Botanischen Zeitung erscheinenden Aufsatz: Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia.

eines unregelmässigen Netzwerkes; die Vacuolen waren nur durch schmale Balken getrennt und durch gegenseitigen Druck zu mehr oder weniger eckigen Figuren geworden. Als ich darauf die Schnitte in die zehnprocentige Salpeterlösung brachte, trat in den meisten intacten Gefässzellen normale Plasmolyse ein. In einzelnen aber starb das äussere Protoplasma ohne vorherige Contraction oder doch gleich im Anfange der Contraction, und es rundeten sich die Vacuolen, innerhalb der sterbenden Schichten, zu zahlreichen kleinen Kugeln ab. Für andere Schnitte, in gleicher Entfernung von der Spitze genommen, hatte ich die Salpeterlösung mit Eosin schwach gefärbt; dieses wurde in den intacten aber nicht normal plasmolysirten Gefässzellen von den Zellkernen aufgenommen; letztere lagen dann als schön rothe Körper zwischen den zahlreichen farblosen Zellsaftblasen.

Diese Zellsaftblasen fand ich in den fraglichen Zellen in jeder Grösse. Die grössten waren etwa so gross wie die Zellkerne, von ihnen leiteten alle Uebergänge zu den kleinsten hinab, von denen es nicht mehr sicher zu sehen war, ob sie hohl oder massiv waren und welche sich also von den Amyloplasten dieser Zellen nicht unterscheiden liessen. Jodlösung liess die Kugeln verschwinden, wohl indem sie sie platzen liess. Beim vorsichtigen Erwärmen unter dem Mikroskope sah ich eine kleine kugelige Zellsaftblase platzen und zusammenschrumpfen. Sie war also thatsächlich eine Blase mit gespannter Wand und flüssigem Inhalt.

Gefässzellen mit normaler Plasmolyse, in derselben Entfernung von der Spitze auf Querschnitten untersucht, erwärmte ich in der eosinrothen Salpeterlösung langsam unter dem Mikroskope. Sobald die Zellen anfingen zu sterben, hörte ich mit dem Erwärmen auf. Die äusseren Schichten der contrahirten Protoplaste starben und färbten sich roth; die Kerne nahmen einen dunkleren Ton an. In zahlreichen solchen Zellen sah ich dabei die Vacuolen als farblose Kugeln in der rothen Umgebung aus dem sterbenden Protoplasma austreten. Setzte ich jetzt die Erwärmung fort, so verschwanden die Blasen zumeist, wohl indem sie platzten und zusammenschrumpften; in anderen Fällen erstarrten sie und verloren ihre Impermeabilität für den Farbstoff.

Auch in den vom Schnitt getroffenen Zellen sah ich nicht selten,

neben dem gestorbenen und contrahirten Protoplasten, einzelne kleine Vacuolen. Ich fand diese sowohl bei der Untersuchung in zehnprocentiger Salpeterlösung als auch in fünfprocentiger Zuckerlösung. Beim Erwärmen platzten sie und schrumpften zusammen und liessen dadurch ihre Natur als Blasen mit flüssigem Inhalt deutlich erkennen.

Endlich untersuchte ich auch Querschnitte in noch geringerer Entfernung vom Vegetationspunkt, um die Wand der Vacuolen in noch jüngeren Stadien zu beobachten. Es gelang dieses bis in einer Entfernung von nur 1 mm von der Spitze; wo das Protoplasma der Gefässzellen noch nicht schaumartig war, sondern nur zahlreiche kleine kugelförmige Vacuolen enthielt. Als das Protoplasma dieser Zellen durch die mehrfach genannte rothe Salpeterlösung bis auf die Vacuolenwände getödtet war, zeigten sich diese als farblose Kugeln, welche nicht merklich grösser waren als die Amyloplaste, aber dennoch bei langsamem Erwärmen deutlich platzten und zusammenschrumpften.

Diese Beobachtungen lehren, dass die Vacuolen schon bei ihrem ersten Auftreten im Protoplasma von einer eigenen Wand umgeben sind, welche sich durch dieselben Merkmale wie im erwachsenen Zustand der Zellen von den übrigen Theilen des Protoplasten unterscheidet.

Ob diese Wand, wie ich annehmen muss, vor den Vacuolen als solider Körper da ist, und den Zellsaft in ähnlicher Weise in sich bildet als die Amyloplaste die Stärkekörnchen, gelang mir bis jetzt nicht zu entscheiden, weil ich kein Mittel besass, solche Zustände von wirklichen Amyloplasten unter dem Mikroskop zu unterscheiden.

Iris Pseudacorus. In den jüngsten kräftig wachsenden Wurzelspitzen dieser Pflanze konnte ich die an Zea Mais gemachten Beobachtungen sowohl auf Längs- als auf Querschnitten bestätigen. Und zwar vorwiegend in den jungen Gefässzellen des Xylems, zum Theil aber auch in ganz jungen Parenchymzellen. In den Gefässzellen, welche noch nicht höher als breit waren, sah ich auch hier in der Eosin-rothen Salpeterlösung neben dem todten Protoplasten und dem rothen Kern kugelförmige farblose Zellsaftblasen. Bisweilen lagen sie zu 1—2, bisweilen in grösserer Anzahl in derselben Zelle. Aehnliches sah ich in den jungen Zellen der Rinde in der unmittelbaren Nähe des Meristems.

Uebersicht der Resultate.

Ueberall im Pflanzenreiche und in den verschiedensten Gewebeformen besitzen die Vacuolen eine eigene Wand, welche durch Anwendung unserer zehnprocentigen Salpeterlösung unter Mithülfe von Eosin leicht sichtbar gemacht werden kann.

Die mitgetheilten Versuche lehren uns ferner, dass diese Wand der Vacuolen überall weit resistenter ist gegen die Einwirkung jener Salpeterlösung als die übrigen Theile des Protoplasma. Wenn die letzteren in Folge dieses Eingriffes völlig gestorben sind, können die Tonoplaste noch Stunden, oft Tage lang am Leben bleiben und haben dabei, wenigstens anfangs, anscheinend die nämlichen Eigenschaften, welche sie im normalen Verbande besassen. Namentlich sind sie für Farbstoffe, sowohl die des eigenen Zellsaftes (Taf. XXII, Fig. 4 und 6), wie für Eosin und andere künstliche Färbemittel, impermeabel und besitzen sie das Vermögen, sich unter der wasserentziehenden Wirkung des Salzes zu Kugeln abzurunden.

Denselben Unterschied in der Resistenzfähigkeit habe ich bei den Versuchen des II. und III. Abschnittes vielfach auch gegenüber anderen Reagentien beobachtet. Im Besonderen gegen solche, welche nicht gleichzeitig plasmolysirend wirken, wie z. B. verdünnte Säuren, sehr verdünnte Lösungen verschiedener anderer Gifte. Und zwar sowohl, wenn diese gleichzeitig mit unschädlichen plasmolytischen Reagentien einwirkten (vergl. z. B. Taf. XXIII, Fig. 1), als auch ohne diese Hülfe, und also ohne Contraction der Vacuolen (vergl. § 2 des Anhanges).

Die bedeutende Resistenz der Vacuolenwandung ist also nicht etwa ein besonderes Verhalten gegen die Salpeterlösung, sondern eine ganz allgemeine, wesentliche Eigenschaft. Sie deutet auf eine grössere Dichte ihrer Substanz hin und steht ohne Zweifel damit im Zusammenhang, dass diese Wand die gelösten Stoffe des Zellsaftes vom übrigen Protoplasma trennt.

Diejenigen Versuche, in denen es gelang, die Vacuolen innerhalb oder ausserhalb der gestorbenen Ueberreste der Protoplaste völlig zu isoliren, lehren ferner, dass ihre Wand sich glatt von dem übrigen Protoplasma trennt und also eine auch auf dieser Seite scharf

begrenzte Membran darstellt. Möge nun diese Grenze im normalen Verbande mit den übrigen noch lebenden Theilen des Protoplasten der Beobachtung bis jetzt stets entgangen sein, so ist ihre Existenz durch die beschriebenen Versuche doch vollgültig nachgewiesen [1]).

Der Nachweis der Vacuolenwandung mittelst zehnprocentiger Salpeterlösung geschah im Allgemeinen unter den folgenden drei Hauptformen:

1. Es trat normale Plasmolyse ein; nachher starb das äussere Protoplasma, verlor seine Spannung und färbte sich mit Eosin, während die Vacuole farblos und ihre Wand gespannt blieb (Taf. XXII, Fig. 3, 6, 7, 11). In den Zellen der Spirogyra zerriss das äussere Protoplasma häufig und stiess bei seiner Contraction die Vacuole ganz oder theilweise aus (Taf. XXI, Fig. 1—4).
2. Die Hautschicht wurde momentan fixirt; der Kern und die Chlorophyllkörper haften ihr im todten Zustande an; die Vacuolen ziehen sich zu kugeligen Blasen zusammen und liegen also frei im Zellenraum (Taf. XXI, Fig. 8; Taf. XXII, Fig. 1 B, 2, 4, 5 und 9).
3. Der Protoplast wurde zwar in normaler Weise plasmolysirt, starb aber während dieses Processes, oft lange bevor die Contraction beendet war. Innerhalb des erstarrten und nur wenig contrahirten Körpers isolirten sich die Vacuolen zu mehr oder weniger freien, kugeligen Blasen (Taf. XXI, Fig. 9 und 10).

1) Erst nachdem die vorliegende Arbeit bereits der Redaction dieser Jahrbücher zugesandt war, fand ich bei Klebs folgende, für die im Texte vorgetragene Lehre höchstwichtige Beobachtung. Bei verschiedenen Arten der Gattung Euglena können die Vacuolen noch ruhig fortpulsiren, nachdem das Cytoplasma durch Druck oder durch Wärme getödtet ist, und Augenfleck und Chlorophyllkörper anfangen zu desorganisiren. Dieses Pulsiren konnte Stunden lang anhalten. Auch hier ist somit die Wand der Vacuolen schädlichen Einflüssen gegenüber weit resistenter als das übrige Protoplasma. Vergl. Arb. des bot. Instit. in Tübingen, I, Heft 2, S. 250.

II.

Ueber die Wand der Vacuolen als besonderes Organ der Protoplaste.

Einleitung über den Aufbau der Protoplaste aus Organen.

In seinen Vorträgen über das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen [1]) hat Hanstein über diesen wichtigsten Theil der Zelle eine bedeutend klarere Vorstellung, als die bis dahin herrschende, ausgesprochen. Allgemein betrachtete man das Protoplasma als eine schleimige, die Zelle mehr oder weniger ausfüllende Substanz, in der bestimmte Organe, wie Zellkern und Chlorophyllkörner leicht unterschieden werden konnten. Hanstein aber wies darauf hin, dass jedem von einer Zellhaut umschlossenen sogenannten Protoplasmakörper eine eigene Individualität zukommt, dass jeder eine, wenn auch reichlich gegliederte, Einheit darstellt, und in gewissem Sinne als ein kleiner Organismus betrachtet werden darf. Und um diesem Gedanken auch in der Bezeichnungsweise Ausdruck zu verleihen, schlug er für jene Individuen den Namen Protoplaste vor. Ohne Zweifel wird dieses glücklich gewählte Wort allmählig allgemein Eingang finden, und die üblichen äusserst ungeeigneten Ausdrücke, wie Protoplasmakörper, Protoplasmaklümpchen oder gar Protoplasmatropfen nach und nach ersetzen.

In Ermangelung eines geeigneten Namens für den lebendigen Inhaltskörper der Zelle hat man sich in der letzten Zeit auch wohl daran gewöhnt, das Wort Protoplasma selbst in zweifacher Bedeutung zu gebrauchen. Einmal in dem alten, ihm von seinem Urheber beigelegten Sinne, in welchem es die halbflüssige stickstoffhaltige Substanz ist, „welche das Material für die Bildung des Nucleus und des Primordialschlauches liefert", und aus der die ersten festen Bildungen der künftigen Zelle hervorgehen [2]). Daneben aber benutzte man das Wort Protoplasma auch, um den aus dieser Substanz aufgebildeten, morphologisch differenzirten Körper im Inneren der Zelle

---

1) Hanstein. Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880. I. Vortrag.

2) Mohl, Bot. Zeit. 1846, S. 75.

anzudeuten. Indem nun dieser letzte Begriff zweckmässiger durch den von Hanstein eingeführten Namen bezeichnet wird, können wir das Mohl'sche Wort seinen alten Sinn behalten lassen.

Dass die Protoplaste wenigstens denselben Anspruch auf Individualität besitzen wie die grösseren morphologischen Glieder der Pflanze, geht aus Allem, was wir über ihr physiologisches und ihr anatomisches Verhalten wissen, unwiderleglich hervor. Zwar haben die Untersuchungen von Tangl, Gardiner, Russow und Anderen dargethan, dass die Protoplaste benachbarter Zellen ganz allgemein mit einander durch feine Fortsätze ihres Körpers verbunden sind, sie hören dadurch aber keineswegs auf, sowohl im physiologischen als im morphologischen Sinne, Individuen zu sein[1]). Denn jene feinen Verbindungsstränge, welche allem Anscheine nach in der Mehrzahl der Fälle eine Folge unvollständiger Theilung sind, sind ganz denjenigen Fortsätzen ähnlich, durch welche die einzelnen Individuen der Kolonien-bildenden Rhizopodenarten in Folge der unvollständigen Theilung ihrer Mutterthiere mit einander zusammenhängen[2]). Und ebenso wenig, wie die Vereinigung zu einer solchen Kolonie die Individualität der einzelnen Thiere aufhebt, ebenso wenig können offenbar die Protoplasmastränge in den Tüpfeldurchbohrungen die Individualität der pflanzlichen Protoplaste aufheben.

Auch über die Gliederung der Protoplaste in Organe herrschte noch vielfach keine scharfe und unseren damaligen Kenntnissen völlig entsprechende Vorstellung. Die meisten Forscher scheinen diese Gliederung nur theilweise anzuerkennen, indem sie eine unbestimmte Grundmasse annehmen, in der nur hier und da scharf umschriebene Organe liegen. Nach dieser Ansicht sind der Zellkern, die Chlorophyllkörper und die Farbstoffkörper „Organe, welche im Protoplasma eingebettet liegen“[3]), das übrige Protoplasma wird aber als nicht oder nur unvollständig gegliedert be-

1) Vergl. hierüber aber auch Klebs, Ueber die neuen Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen, Bot. Zeit. 1884, S. 443, woselbst auch die betreffende Literatur ausführlich citirt ist.

2) Bütschli in Bronn's: Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. I, 2. Aufl., S. 144.

3) A. Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1883, S. 83.

trachtet. Andere dagegen nehmen auch hier eine bestimmte Gliederung an[1]).

Schimper's Entdeckung der Amyloplaste und ihrer Vermehrung durch Theilung hat für unsere Betrachtungen über den Aufbau der Protoplaste aus Organen ein neues Stadium eröffnet[2]). Zwar wusste man aus den Arbeiten Nägeli's und Hofmeister's, dass die Stärkekörner nur im Protoplasma entstehen und wachsen, und dass ihr Wachsthum aufhört, sobald sie durch irgend eine Ursache in den Zellsaft gerathen, aber allgemein wurde die stärkebildende Thätigkeit, mit Ausnahme der Chlorophyll-führenden Zellen, als eine nicht weiter localisirte Eigenschaft des ganzen Protoplasma betrachtet. Man meinte, dass überall im Protoplasma Stärke entstehen konnte. Schimper aber lehrte, dass diese Funktion keineswegs eine dem Protoplasma als solchem zukommende Eigenschaft ist, sondern stets und überall an ganz bestimmten, morphologisch differenzirten Organen gebunden ist.

Damit war aber die Bahn gebrochen. Denn jetzt drang sich immer mehr die Frage hervor, ob nicht auch andere Funktionen, welche bis dahin dem gesammten Protoplasma zugeschrieben waren, in derselben Weise nur von besonderen Organen ausgeübt werden könnten. Werden nicht auch die Krystalle, die sogenannten Krystalloïde, die Oel- und Gerbstoffkörper von besonderen Organen gebildet? Und stellt nicht auch das strömende Protoplasma ein eigenes, häufig selbst vielfach gegliedertes Organ dar, dessen Funktion der Stofftransport in der Zelle ist?

Eine specielle Bedeutung haben diese Gesichtspunkte für die uns hier zunächst beschäftigenden Vacuolen. Genau so, wie man annahm, dass überall im Protoplasma Stärkekörner entstehen könnten, dachte man sich auch, dass überall Vacuolen gebildet werden könnten. Und da man auf die im Zellsaft gelösten Stoffe noch wenig achtete, schien die Ausscheidung von etwa überflüssig aufgenommenem Wasser in Tropfenform ein sehr einfacher Process.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1880, I, S. 31.

2) A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg. 1880, S. 881, und: Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbstoffkörner, Bot. Zeit. 1883, S. 105.

Ueberträgt man aber die Schimper'sche Lehre auf die Vacuolen, so darf man annehmen, dass auch diese nur von eigenen, differenzirten, und vor ihrer Entstehung schon vorhandenen Organen der Protoplaste gebildet werden können. Häufen diese Organe den Zellsaft in ihrem Innern an, so müssen sie dadurch offenbar zu grossen, dünnen Blasen ausgedehnt werden, welche dann voraussichtlich auch die grössten Vacuolen noch umschliessen werden. Diese Blasen sind aber die im vorigen Abschnitt beschriebenen Tonoplaste.

Gehen wir nun noch einen Schritt weiter, und erheben wir uns von der Behandlung der einzelnen Organe zu der Betrachtung der ganzen Protoplaste. Ihre Gliederung, ihre Organisation muss man nach meiner Ansicht so auffassen, dass sie ausschliesslich aus bestimmten Theilen zusammengesetzt sind, deren jedes einer oder mehreren Funktionen angepasst ist. Neben und zwischen diesen bleibt, vielleicht mit Ausnahme der niedrigsten Organismen, im Protoplasten meiner Ansicht nach ebenso wenig eine unbestimmte Grundlage, der die einzelnen Theile eingebettet sein sollten, übrig, als zwischen den Blättern, Internodien und sonstigen Organen einer hochdifferenzirten Pflanze.

Allerdings sind die Grenzen zwischen den einzelnen Organen nicht immer deutlich zu sehen. Dieses gilt namentlich von derjenigen zwischen der Hautschicht und dem Körnerplasma. Beide sind getrennte Organe, welche, soweit unsere bisherige Erfahrung reicht, nie ineinander übergehen. Dennoch sieht man ihre Grenze nicht, aber genau dasselbe gilt von den Grenzen zwischen dem Körnerplasma und der Wand der Vacuole, und doch lassen sich diese beiden Theile hier mit voller Schärfe von einander trennen, wie im vorigen Abschnitt bewiesen wurde. Es ist nicht unmöglich, dass man einmal ein Reagens auffinden wird, welches in ähnlicher Weise die Hautschicht sich vom Körnerplasma abheben und so deren Grenzlinie erkennen lassen wird[1]).

Giebt man zu, dass das Körnerplasma als das Organ der Plasma-

1) Ich beobachtete einmal ein Präparat von Spirogyra nitida, in welchem in den meisten Zellen die Chlorophyllbänder sich stark contrahirt und dadurch von der Hautschicht isolirt hatten. Letztere liess sich durch Glycerin von der Zellhaut abheben und durch Jod färben. Die Chlorophyllbänder aber lagen, wie zu einem Seile zusammengewunden, an der einen Seite der Zellen.

strömungen und somit des Nährstofftransportes in der Zelle betrachtet werden muss[1]), so bleibt für eine nichtdifferenzirte hypothetische Grundmasse des Protoplasma nichts mehr übrig. Denn die Hautschicht und die Wand der Vacuole schliessen überall direct an das Körnerplasma an[2]). Die übrigen Organe, Chlorophyllkörner, Amyloplaste, Zellkern pflegen dem Körnerplasma eingebettet zu sein, sofern sie durch dessen Strömungen mitbewogen werden sollen, und gleichfalls sind unter den sogenannten Mikrosomen wahrscheinlich noch manche, welche als besondere, bis jetzt noch nicht erkannte Organe fungiren[3]).

Für die Begründung des Satzes, dass die Wand der Vacuole ein Organ der Protoplaste darstellt und dass sie, wie dessen übrigen Organe, aus lebendem Protoplasma aufgebaut ist, ist es nun durchaus erforderlich, sie ausführlich mit jenen anderen Gliedern und namentlich mit der Hautschicht zu vergleichen, denn nur ein solcher Vergleich kann uns zu einer vollen Ueberzeugung führen. Da aber die Hautschicht und das Körnerplasma bis jetzt am wenigsten als besondere Organe anerkannt wurden, so scheint es mir unerlässlich, ihre Ansprüche auf diese Bezeichnung hier kurz auseinander zu setzen.

Fangen wir mit der Hautschicht an. Sie ist das Organ der Zellhautbildung, bei den Amoeben und Myxomyceten das der Ortswanderung. Obgleich sie aus hyalinem Protoplasma zu bestehen pflegt, so liegt doch kein Grund vor, anzunehmen, dass alles ausserhalb vom Körnerplasma liegende hyaline Plasma der Hautschicht angehöre und dass somit Hyaloplasma und Hautschicht identische Begriffe seien. Das die Körnchen führende Nahrungsplasma kann oft auf grösseren oder kleineren Strecken frei von körnigen Einschlüssen sein, ohne deshalb in Hautschicht überzugehen. Dass dem so ist,

---

1) Bot. Ztg. 1885, No. 1 u. 2.

2) Dass einzelne Theile dieses letzteren oft völlig frei von Körnchen sind, soll uns, in Ermangelung eines besseren Namens, einstweilen nicht verhindern, dieses bequeme Wort Strasburger's zu benutzen, ebenso wenig wie der Umstand, dass einzelne seiner Theile wohl stets in Ruhe bleiben, gegen die Funktion des Körnerplasma beim Transport der Nährstoffe spricht.

3) So z. B. wahrscheinlich inactive Tonoplaste (vergl. S. 496), „Oleoplaste" u. s. w.

geht am klarsten aus den folgenden Beobachtungen hervor, welche Strasburger in seinen so inhaltsreichen Studien über das Protoplasma mittheilt [1]). Zerdrückt man die Schwärmsporen von Vaucheria sessilis, so tritt der Inhalt in Form von sich abrundenden Ballen heraus. Diese erscheinen als scharf contourirte, ihrer Hauptmasse nach farblose und homogene Kugeln, welche aber, wenn sie vom Körnerplasma allein gebildet sind, keine Zellstoffmembran bilden können und bald zu Grunde gehen. Ihre äussere hyaline Schicht darf man also nicht als Hautschicht betrachten. Stücke von Sporen, welche noch einen Theil der ursprünglichen Hautschicht enthalten, und denen es gelingt, sich derart abzurunden, dass sie allseitig von diesem Organe umgeben sind, bildeten dagegen in Strasburger's Versuchen sehr leicht eine Zellstoffhülle.

Dasselbe lehren uns die von Hanstein und Strasburger beschriebenen Vorgänge bei der Wundheilung an durchschnittenen Fäden der Vaucheria [2]). Die Ränder der Hautschicht biegen sich dabei zusammen, bis sie aneinander schliessen und so eine Kappe darstellen; aus dem Körnerplasma kann sich aber, wo dieses entblösst wurde, keine Hautschicht bilden.

Wäre die Hautschicht nur die hyaline Grundsubstanz des ganzen nicht differenzirten „Protoplasmakörpers“, so wäre ein so auffallender Unterschied zwischen ihr und der factischen Grundsubstanz des Körnerplasma gar nicht zu erklären.

Für die selbständige Natur der Hautschicht sprechen auch die Differenzirungen, welche sie, namentlich während des Dickenwachsthums der Zellhäute aufweist. In den Schleuderzellen der Lebermoose beschreibt Dippel, wie die Hautschicht an denjenigen Stellen, an denen nachher die Spiralbänder gebildet werden sollen, zunächst beträchtlich an Dicke zunimmt und ein hyalines Band darstellt, auf dessen Innenseite sich die Strömchen des Körnerplasma bewegen [3]). Aehnlich fand er es in anderen Fällen der localen Zellhautverdickung.

1) Strasburger, Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. X, Heft 4, 1876, S. 415, 416.

2) Hanstein, Sitzungsber. der niederrhein. Ges., Bonn, Novbr. 1872 und Strasburger, l. c. S. 416.

3) L. Dippel, Die Entstehung der wandständigen Protoplasmaströmchen, in den Abhandl. d. Naturf.-Ges. zu Halle, Bd. X, 1867, S. 60.

Genau wie die Hautschicht in dem letzteren Falle ein aus ungleichwerthigen Theilen zusammengesetztes Organ ist, ebenso pflegt auch das Körnerplasma in sich selbst mehr oder weniger differenzirt zu sein. Seine Hauptaufgabe liegt in dem Transport der Nährstoffe von dem einen Punkte der Zelle nach dem anderen, oft auch in dem Fortschieben der Chlorophyllkörner und Amyloplaste und sogar der Zellkerne. Es ist äusserst schwierig, genau die Grenzen dieses Organes anzugeben, da weder das Vorhandensein oder Fehlen von Körnern, noch auch das Strömen dazu ein Mittel angeben. Sogar in den Zellen der Charen und Nitellen ist die Breite des Stromes keineswegs constant; der ruhende der sogenannten Indifferenzlinie anliegende Plasmastreifen wechselt seine Breite an derselben Stelle oft ganz bedeutend, indem ruhende Theile in Bewegung übergehen oder strömende zur Ruhe gelangen. Bisweilen breitet sich der ruhende Streifen beiderseits über mehrere Chlorophyllstreifen aus, in anderen Fällen berühren sich die beiden entgegengesetzt gerichteten Ströme. Aehnliches gilt von den wandständigen Circulationsströmen. Am wahrscheinlichsten kommt es mir vor, dass zwischen der Hautschicht und der Vacuolenwandung wenigstens in den meisten Fällen eine ununterbrochene Schicht liegt, deren einzelne Theile, je nach besonderen Differenzirungen und äusseren Einflüssen Körner führen können oder nicht, und strömen können oder sich in Ruhe befinden. Es wäre sehr wünschenswerth, für dieses Organ einen passenderen Namen als die bisher üblichen zu besitzen.

Kehren wir jetzt zu den Tonoplasten zurück, so müssen wir noch einige Betrachtungen über ihre ursächliche Beziehung zu der Entstehung der Vacuolen mittheilen.

Nach Nägeli und Pfeffer rührt das trübe Aussehen des Körnerplasma von winzigen Vacuolen her, denen sich körnig erscheinende Stoffe beigesellen[1]). Solche winzige Vacuolen sind nun wohl ohne Zweifel auch von einer eigenen Wand umgeben[2]), und es scheint, dem Verhalten junger Zellen entsprechend (vgl. Abschn. I,

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, S. 32.

2) Ob die zahlreichen kleinen Vacuolen, welche ich häufig bei der Behandlung von Zellen mit 10 pCt KNO_3 beobachtete (z. B. Taf. XXII, Fig. 2 u. 5), dabei durch Abschnürung aus der grossen Vacuole entstehen oder bereits vorher im Körnerplasma vorhanden waren, habe ich leider zu untersuchen versäumt.

§ 4, S. 486) nicht unmöglich, dass auch Tonoplaste ohne Vacuolen daneben im Körnerplasma vorkämen. Letztere wären dann aber nicht von den sonstigen Mikrosomen zu unterscheiden. Die Tonoplaste dieser winzigen Vacuolen können wir mit denjenigen, welche noch gar keine Vacuole gemacht hätten, gegenüber der ausgiebigen Thätigkeit des einen, den eigentlichen Zellsaft einschliessenden Tonoplasten, als inactive bezeichnen. Solche inactive Tonoplaste wären also allgemein neben den activen in den Zellen vorhanden.

Es scheint mir, dass in all' den Fällen, wo man früher eine freiwillige Entstehung von Vacuolen im Protoplasma annahm, die beobachteten Erscheinungen weit besser erklärt werden durch die Vorstellung, dass jene winzigen Vacuolen zu grösseren heranschwellen oder dass die inactiven Tonoplaste in Thätigkeit gerathen.

Diese Deutung scheint mir zumal folgende Beobachtung *Schimper's* zuzulassen. In den blauen Blumenblättern von *Bilbergia (Tillandsia) amoena* haben die gesunden Zellen ein wandständiges Protoplasma und Einen centralen blauen Zellsaft. „Bei beginnendem Absterben in Folge der Praeparation," schreibt der genannte Forscher, „oder in welkenden Blüthen finden, wie ich es auch in anderen Fällen häufig beoabachtet habe, Veränderungen in der Gestalt des Protoplasmakörpers statt, in Folge welcher neue Vacuolen auftreten und der bisher allein vorhandene Saftraum entsprechend an Grösse abnimmt und nicht selten durch Protoplasmawände getheilt wird. Der Farbstoff, der durch das Protoplasma nicht zu diffundiren vermag, bleibt in der ursprünglich reducirten Vacuole resp. den Theilungsproducten derselben, während die neu auftretenden Vacuolen nur farblosen Saft enthalten"[1]).

Jene neuen, sich mit farblosem Saft füllenden Vacuolen dürften von bereits vorhandenen aber bis dahin inactiven Tonoplasten gebildet werden.

Auch die bekannten Erscheinungen der Vacuolenbildung, welche das aus Wunden von *Vaucheria*schläuchen und anderen grossen Zellen in Wasser oder in verdünnte Zuckerlösung austretende Protoplasma darbietet, lassen sich, meiner Ansicht nach, durch die Annahme inactiver Tonoplaste weit besser erklären als durch die übliche

1) Bot. Ztg. 1883, S. 127.

Vorstellung. Denn diese nimmt an, dass ein Theil des im Protoplasma vorhandenen Imbibitionswassers sich an beliebigen inneren Punkten sammelt und dort Tropfen bildet[1]). Doch es handelt sich hier nicht um Tropfen reinen Wassers, sondern um Lösungen von nicht unerheblicher osmotischer Kraft, sonst würden die einmal gebildeten Tröpfchen offenbar nicht zu grossen Vacuolen heranwachsen können. Auch ist diese Ausscheidung von Wasser an inneren Punkten selbst eine bis jetzt nicht weiter begründete Hypothese. Leider sind aber die betreffenden Vorgänge, obgleich von zahlreichen Forschern beobachtet und erwähnt, einem eingehenden Studium bis jetzt noch nicht unterworfen worden, und einem solchen muss also die Entscheidung der Frage, ob die Vacuolen hier an jedem beliebigen Punkte des Protoplasma, oder nur in bereits vorgebildeten Organen entstehen können, vorbehalten bleiben.

Hoffentlich werden die hier angeregten Fragen einmal durch Untersuchungen über die Entstehung der Tonoplaste ihre endgültige Lösung finden. Solche selbst anzustellen, würde aber die Veröffentlichung meiner ohnehin bereits über vier Jahre ausgedehnten Studien über diesen Gegenstand noch mehr verzögert haben, weshalb ich glaubte, darauf einstweilen Verzicht leisten zu dürfen.

Unsere allgemeinen Betrachtungen über die Tonoplasten als lebendige und den übrigen Organen der Protoplaste gleichwerthige Glieder dieses Lebensträgers dürfen wir nicht abschliessen, ohne ihre Beziehung zu der geistvollen Hypothese Nägeli's und Pfeffer's von der Plasmamembran kurz erörtert zu haben. Bekanntlich nehmen diese beiden Forscher an[2]), dass das Protoplasma sowohl auf der Aussenseite als auch auf der Grenze des Zellsaftes mit einer Niederschlagsmembran bekleidet ist, und dass es diesen sogenannten Plasmamembranen seine eigenthümlichen Diffusions-Eigenschaften

---

1) Vergl. z. B. Sachs „Lehrbuch der Botanik", IV. Aufl., S. 42. Man lese auch die Bemerkungen Pfeffer's über diesen Punkt in seinen „Osmotischen Untersuchungen" S. 127 ff. und die daselbst citirte Literatur. Die dort in den Vordergrund gestellte Frage, ob die ausgetretenen Plasmaballen sich mit einer Plasmamembran umkleiden, ist offenbar eine ganz andere als die nach dem Ursprunge derjenigen Membranen, welche nur Vacuolen umgeben.

2) Nägeli, Pflanzenphysiologische Untersuchungen, I, 1855, S. 9. — Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877, II. Theil, S. 121.

verdankt. In Bezug auf die Beziehung der äusseren Plasmamembran zu der Hautschicht hat Pfeffer seine Vorstellung in der Weise formulirt, dass beide dort identisch seien, wo die letztere auf eine für die mikroskopische Betrachtung nicht mehr deutlich abgegrenzte Mächtigkeit zurückgeht, während im entgegengesetzten Fall nur die peripherische Zone jener Schicht die Plasmamembran darstellt[1]).

Wenden wir diese Begriffsbestimmungen unseres Autors an, um uns über die Beziehung seiner inneren Plasmamembran zu unserer Vacuolenwandung aufzuklären, so kommt es offenbar darauf an, zu entscheiden, ob letztere eine für die mikroskopische Betrachtung deutlich abgegrenzte Mächtigkeit besitzt. Im lebenden Zustande gelang es mir nun nicht, genau auf den optischen Durchschnitt dieser Wand einzustellen; die glänzende Oberfläche der isolirten Blasen machte dieses unmöglich. Im getödteten Zustande zeigten sich mir aber die ohne Contraction erstarrten Zellsaftblasen der Spirogyra nitida schon bei dreihundertfacher Vergrösserung stets deutlich doppelt contourirt, wie in § 3 dieses Abschnittes noch des Näheren besprochen werden wird, und dasselbe fand ich bei den übrigen darauf geprüften Arten. Aus diesem Grunde können sie mit Bezug auf die soeben citirte Stelle aus Pfeffer's Handbuch, nicht mit der inneren Plasmamembran identificirt werden, sondern man muss sich diese als ihre innere Bekleidung, als ihre gegen den Zellsaft gerichtete Grenzschicht vorstellen. Uebrigens können auch schon deshalb die hypothetische Plasmamembran und die mittelst Salpeterlösung isolirbaren Schichten nicht identisch sein, weil jene todte Niederschlagsmembranen, diese aber lebendige[2]) aus Protoplasma aufgebaute und, wie das Hervortreiben von Strängen und Fäden bei der Circulationsbewegung lehrt, mit autonomer Bewegung ausgestattete Organe der Protoplaste sind[3]).

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, S. 32.

2) Hierfür sprechen, mehr als andere, die Erscheinungen der Aggregation; vergl. hierüber den S. 483 citirten Aufsatz.

3) Vergl. hierüber die beiden folgenden Paragraphen. Das Erstarren der isolirten Vacuolenwandung (vergl. § 6) und die Zunahme ihrer Permeabilität, welche im letzten Abschnitte beschrieben werden soll, stimmen allerdings in mancher Hinsicht mit den nämlichen Veränderungen in künstlichen Niederschlagmembranen überein. Vgl. Archives Néerlandaises, Tom XIII, 1878, S. 344. Andererseits scheint Pfeffer in einigen seiner Versuche, so z. B. bei der Behandlung

Nach obigen Auseinandersetzungen lässt sich nun unsere Aufgabe für die folgenden Paragraphen dieses Abschnittes genau zuspitzen. Wir wollen die Erscheinungen, welche uns die Wand der Vacuole theils im normalen Verbande, vorwiegend aber im isolirten Zustande darbietet, so eingehend wie möglich kennen lernen und sie jedesmal mit den betreffenden Eigenschaften der Hautschicht und der übrigen Organe der Protoplaste vergleichen. Denn von einem solchen vergleichenden Studium erwarten wir ja die Entscheidung über die Berechtigung meiner Ansicht, dass die Tonoplaste lebendige Organe der Protoplaste sind.

§ 1. Die Vermehrung der Vacuolen durch Theilung.

Als ein allgemeines Resultat der im ersten Abschnitt beschriebenen Versuche dürfen wir den Satz betrachten, dass die Zahl der Vacuolen in einer durch die zehnprocentige Salpeterlösung partiell getödteten Zelle häufig grösser und oft erheblich grösser ist als die vor dem Zusatze dieses Reagens vorhandene. Ein Blick auf die beiden ersten Tafeln (Taf. XXI u. XXII) genügt, um uns von der

---

der Wurzelhaare von Hydrocharis mit verdünnter Salzsäure, bereits die Wand der Vacuolen im isolirten Zustande vor sich gehabt zu haben. Denn obgleich sich aus seinen kurzen Angaben der Sachverhalt nicht genau ableiten lässt, so scheint es mir doch aus meinen Versuchen unzweifelbar, dass in jenem Falle das äussere Protoplasma sterben musste, während die Vacuolenwandung noch einige Zeit, wenn auch nicht mehr gesund, überleben und den Eintritt von gelösten Farbstoffen in den Zellsaft verhindern konnte. Seine Versuche lassen wenigstens diese Deutung so gut wie die von ihm selbst gegebene zu. Vergl. Osmotische Untersuchungen S. 136 u. s. w. und Pflanzenphysiologie, I, S. 83.

Obgleich ich der Frage nach der Existenz der Plasmamembran kein eingehendes Studium gewidmet habe, so möchte ich doch bemerken, dass mir die in vorliegender Arbeit beschriebenen und noch zu beschreibenden Erfahrungen diese Hypothese nicht zu fordern scheinen, vielmehr dafür sprechen, dass die Diffusionseigenschaften der Protoplaste und der Tonoplaste durch den molecularen Bau der lebenden Substanz selbst bedingt sind. Wer den Fortschritten unserer Wissenschaft im letzten Jahrzehnt aufmerksam gefolgt ist, wird bemerkt haben, dass es von zahlreichen Erscheinungen, welche man früher auf rein physikalischem Wege erklären zu können glaubte, sich herausgestellt hat, dass sie nur unter der directen Mitwirkung des Lebens zu Stande kommen. Dasselbe dürfte sich, bei eingehender Untersuchung, ohne Zweifel von den so hochwichtigen osmotischen Eigenschaften der Protoplaste ergeben.

Richtigkeit dieser Behauptung zu überzeugen. Denn sie zeigen in Zellen, in denen bekannterweise im erwachsenen Zustande nur Ein grosser Saftraum zu liegen pflegt, deren zwei, drei oder vier, und daneben häufig noch eine ganze Reihe kleinerer. So vor Allem bei Spirogyra (Taf. XXI), ferner bei Vallisneria, Hyacinthus, Hydrocharis u. A. auf Taf. XXII, Fig. 1, 2 und 8. Und bei zahlreichen anderen Arten habe ich ein gleiches Verhalten wahrgenommen.

Obgleich es kaum einem Zweifel unterliegen kann, dass diese zahlreichen Vacuolen wenigstens der Hauptsache nach durch Einschnürung und Theilung aus der ursprünglich vorhandenen entstanden sind, so halte ich es doch nicht für überflüssig, zur empirischen Begründung dieser Folgerung einige directe Beobachtungen anzuführen.

Von diesen habe ich eine auf Taf. XXIV in Fig. 1 A—C abgebildet; sie ist einem Präparate der Spirogyra nitida entnommen, das ich sofort nach dem Zusatze der zehnprocentigen Salpeterlösung unter Deckglas durchmusterte. In der in Fig. 1 A dargestellten Zelle fand ich die Vacuole zu einer einzigen langen Blase isolirt; das äussere Plasma hatte sich seitlich zu einer unscheinbaren grünen Masse contrahirt. Die Blase war bereits in der Mitte deutlich, wenn auch wenig, eingeschnürt. An einer Stelle nahm die Einschnürung zu und führte zur Trennung zweier Hälften, wie in Fig. 1 B angegeben ist. Die Hälften rundeten sich ziemlich rasch ab und hatten bald die in Fig. 1 C dargestellte Form angenommen. Der ganze Vorgang dauerte nur wenige Minuten.

In einem anderen ähnlichen Präparate sah ich eine Zelle, deren Vacuole sich innerhalb der fast ohne Contraction erstarrten Hautschicht zu einer einzigen länglichen Blase isolirt hatte. Diese schnürte sich unter meinen Augen in ihrer Mitte ein; ich sah sie sich theilen und die beiden Hälften sich allmählich zu Kugeln contrahiren. In einer zweiten Zelle desselben Präparates, deren Vacuole gleichfalls zu einer länglichen Blase geworden war, sich aber nicht sichtlich mehr veränderte, konnte ich die Einschnürung und Theilung durch sehr vorsichtiges Erwärmen unter dem Mikroskope veranlassen und leicht mit dem Auge folgen.

Bisweilen wird der eingeschnürte Theil während der Abrundung

der beiden Hälften zu einer dünnen Röhre oder einem feinen Strang ausgezogen. Ersteres habe ich auf Taf. XXIV in Fig. 4 an einer mit Osmiumsäure gerade während der Theilung der sich isolirenden Saftblasen fixirten Zelle abgebildet. Die beiden oberen Blasen sind noch durch eine dünne Röhre verbunden, welche denselben, durch die Osmiumsäure mit tiefschwarzer Farbe niedergeschlagenen Inhalt führt, wie die Vacuolen selbst[1]).

Zu einem feinen Strange sah ich die Wand der Vacuolen in einer anderen Zelle der Spirogyra ausgezogen, in welcher die Contraction in derselben Weise vor sich gegangen war, wie dieses auf Taf. XXI in Fig. 9 abgebildet ist. Von der einen genau kugelförmigen Vacuole lief ein gerader dünner Faden durch die Mitte der Zelle bis in die Nähe der anderen Vacuole; hier war er aber vom todten Plasma derart bedeckt, dass ich ihm nicht bis zu seinem Ende folgen konnte. Etwa in seiner Mitte führte er eine kleine Vacuole, ungefähr von der Grösse der in Fig. 9 in der Mitte der Zelle abgebildeten.

Bei Spirogyra nitida beobachtete ich nicht gerade selten, dass eine vom sterbenden Plasma eingeschlossene Vacuole, wenn sie gezwungen wird, durch eine kleine Oeffnung des todten Schlauches hinauszutreten, dabei hintereinander eine Reihe kleiner Kugeln bildet. Vgl. z. B. Fig. 7 auf Taf. XXI und S. 472. Auch in den violetten Oberhautzellen der Blätter von Tradescantia discolor sah ich bisweilen die eingehüllten Saftblasen Ausstülpungen hervortreiben, von denen einige sich nachher zu Kugeln abrundeten und vom übrigen Theile abtrennten. Vergl. Fig. 6 auf Taf. XXIII und die Beschreibung des betreffenden Versuches im nächsten Abschnitt, am Schluss des ersten Paragraphen.

Die jetzt nachgewiesene Fähigkeit, sich unter dem Einfluss künstlicher Eingriffe zu theilen, besitzen die Vacuolen auch im normalen Verbande mit den übrigen Organen der Protoplaste[2]). Und dieselbe Eigenschaft trifft man auch in der Hautschicht und im Körnerplasma in gleicher Ausprägung an. Es sei mir erlaubt, um die Uebereinstimmung dieser drei Organe in diesem wichtigen Punkte nachzuweisen, hier aus der Literatur einige der hervorragendsten Beispiele anzuführen.

---

1) Vergl. diesen Abschnitt § 4.

2) Vergl. auch die Erscheinungen der Aggregation bei Drosera, l. c.

Zunächst wollen wir dazu unsere Fig. 8 auf Taf. XXII mit Hofmeister's Abbildung der normalen Plasmolyse derselben Wurzelhaare von Hydrocharis Morsus Ranae vergleichen[1]. Hofmeister zeigte, wie sich beim letzteren Process das Protoplasma in zahlreiche Partien theilte, deren jede allmählich eine elliptische bis kugelige Form annahm. Um jeden Theil herum schloss sich die Hautschicht zu einer allseitig glatten Haut; von ihr umschlossen, erholte sich das Körnerplasma bald und nach wenigen Minuten rotirte in jedem Theile das Plasma in einem geschlossenem Kreislauf; es hatten sich also offenbar auch die abgetrennten Theile des Körnerplasma in ähnlicher Weise geschlossen wie die der Hautschicht. Und dass dasselbe auch von der Vacuolenwand gilt, ist um so sicherer, als diese in unserem Versuche sogar nach dem Tode des übrigen Plasma unter ähnlichen Umständen dieselbe Spaltung und Abrundung der einzelnen Theile aufwies (Taf. XXII, Fig. 8).

Zu derselben Folgerung führen uns im Allgemeinen die Erscheinungen der normalen Plasmolyse. Bereits Pringsheim, der zuerst die plasmolytischen Reagentien in kritischer Weise und in grösserer Ausdehnung anwandte, hatte beobachtet und abgebildet, wie die Protoplaste dabei sich gar häufig zu zwei oder mehr Theilen auseinander ziehen[2]. „Nach und nach," schreibt er, „wird das Verbindungsstück zwischen den entstehenden Theilen immer dünner und dünner, bis es endlich durchreisst und die Theile isolirt werden. Die Hautschicht schliesst sich um jeden isolirten Theil ringsherum ab und bildet einen völlig glatten Ueberzug; jeder Theil erscheint jetzt gerade so scharf begrenzt, wie früher der ganze Inhalt." Pringsheim's Figuren 8 auf Taf. II und 18 auf Taf. III sind in dieser Hinsicht völlig überzeugend und seine Erfahrung ist seitdem wohl durch die meisten Anatomen bestätigt worden[3].

Meine auf den vorigen Seiten gegebene Darstellung von dem Vorgange der Theilung der isolirten Zellsaftblasen stimmt in allen Einzelheiten mit dieser Beschreibung überein.

Aber auch ohne Mithülfe von plasmolytischen Reagentien kann

1) Hofmeister, Die Pflanzenzelle, S. 52.
2) Pringsheim, Bau und Bildung der Pflanzenzelle, 1854, S. 14.
3) Vergl. z. B. auch unsere Taf. XXII, Fig. 1 A.

man die Vereinigung der Ränder der drei verschiedenen Schichten des wandständigen Protoplasma nach deren Durchschneidung beobachten, wie aus folgenden Angaben hervorgeht.

Bereits im Jahre 1838[1]) lehrte Dutrochet, dass man die von ihrer Rinde vorsichtig befreiten Internodien von Chara fragilis durch Ligaturen in zwei, vier oder mehr Abschnitte theilen kann, ohne dadurch die Rotation des Inhaltes auf die Dauer zu vernichten. Diese stellt sich nach kürzerer oder längerer Zeit wieder ein und zwar derart, dass nun in jedem Abschnitt ein getrennter Kreislauf beobachtet wird. Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass sowohl die Hautschicht und das Körnerplasma als auch die Wand der Vacuole nach der künstlichen Einschnürung die betreffenden Wunden völlig geheilt haben, dass ihre Wundränder vollständig mit einander verschmolzen sind. Dieselbe Folgerung ergiebt sich aus einigen Versuchen Pringsheim's mit Nitella flexilis[2]). Dieser Forscher tödtete in den Internodien dieser Pflanze eine mittlere Stelle, indem er sie der Einwirkung der durch eine starke Linse concentrirten Sonnenstrahlen aussetzte und fand, dass die Zelle diese Beschädigung ohne sonstigen Schaden überlebte, dabei aber ihren Rotationsstrom zu zwei getrennten Kreisen umbildete.

Wenn die Vaucherien, Mucorineen und andere Coeloblasten Wunden, welche durch den Verlust ganzer Aststücke entstanden sind, heilen, so lehrt die directe Beobachtung, wie sich die Hautschicht und das Körnerplasma zusammenbiegen und vereinigen, während man dasselbe offenbar auch von der Wand der Vacuole annehmen muss. Wenn sich Schwärmsporen bei ihrem Austritt aus der Mutterzelle in zwei Hälften theilen, findet offenbar für die Hautschicht das Nämliche statt. Weitere Beispiele liefern die Pseudopodien der Plasmodien bei der Bildung von Anastomosen und bei ihrem Zerreissen, das Verschmelzen der Protoplaste bei der Ent-

1) Dutrochet, Sur la circulation des fluides chez le Chara fragilis. Ann. sc. nat., 2. série, t 9, 1838.

2) Diese Jahrbücher, Bd. XII, S. 324.

3) Vergl. Hanstein, Sitzungsb. Bonn, Nov. 1872 und Strasburger, Studien über das Protoplasma, l. c. S. 416.

stehung der Milchsaftgefässe[1]), die Heilung der Wand der Vacuolen, nachdem Stärkekörner durch sie hindurch in die Vacuolen gebracht worden sind u. s. w.

Fassen wir das Resultat dieser Auseinandersetzungen kurz zusammen, so können wir sagen, dass das Vermögen, sich unter verschiedenen Einflüssen zu theilen, und dabei die entstandenen Theile völlig abzurunden, den drei fraglichen Organen: Hautschicht, Körnerplasma und Vacuolenwandung in gleicher Ausprägung gemeinsam ist und dass es in letzterer auch nach dem Tode der beiden ersteren zur Thätigkeit gebracht werden kann. Es ist nicht unwichtig, zu bemerken, dass bei dieser Erscheinung stets nur gleichnamige Theile sich in der beschriebenen Weise vereinigen.

Die bisher beschriebenen Versuche über die Theilung der Vacuolen beziehen sich sämmtlich auf durch künstliche, mehr oder weniger dem Leben gefährliche Eingriffe verursachte Theilungen. Es sei mir erlaubt, daran einige Betrachtungen über die Wahrscheinlichkeit einer normalen Vermehrung der Vacuolen durch Theilung zu knüpfen.

In den Fäden der Spirogyren hat jede Zelle, jedenfalls kurze Zeit nach ihrer Entstehung durch Theilung, nur Eine grosse Vacuole. Wenn sich nun diese Zelle in der bekannten Weise theilt, so werden aus ihrer Vacuole zwei kleinere; die Wand der Vacuole wird dabei offenbar erst eingeschnürt und nachher an der engsten Stelle durchrissen. So weit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen[2]), lässt sich ein wesentlicher Unterschied zwischen diesem normalen Vorgange und der künstlichen Theilung nach dem Isoliren (Taf. XXIV, Fig. 1) nicht angeben. Und dasselbe dürfte von der Vermehrung der Tonoplaste bei der normalen Zelltheilung der höheren Pflanzen gelten.

Wie in der Einleitung zu diesem Abschnitte bereits erwähnt wurde, scheinen mir die Tonoplaste eine sehr grosse Analogie mit Schimper's Amyloplasten zu besitzen. Wie diese letzteren die Stärkekörner bilden, so muss ich annehmen, sammeln und bereiten

1) Emil Schmidt, Ueber den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren, Bot. Ztg. 1882, S. 435.

2) Vergl. z. B. die Abbildungen in Strasburger's Buch „Ueber Zellbildung und Zelltheilung" Taf. III.

auch die Tonoplaste die osmotischen Stoffe, welche dann durch Wasseranziehung aus der Umgebung den Zellsaft bilden. Und wie die Amyloplaste vor der Entstehung des Stärkekorns schon da sind, so müssen auch die Tonoplaste der Entstehung des Zellsaftes vorangehen. Freilich brauchen sie dann noch nicht die Form hohler Blasen zu haben, sondern können kleine, von jungen Amyloplasten vielleicht kaum zu unterscheidende, solide Körner darstellen (vgl. S. 486). Ob sie sich auch in diesem Zustande theilen, und ob sie ebenso wenig wie die Amyloplaste auf anderem Wege als durch Theilung hervorgebracht werden können, muss einstweilen, obgleich es sehr wahrscheinlich ist, der weiteren Forschung zur Entscheidung überlassen bleiben.

§ 2. Die Bedeutung der Vacuolenwandung für die Circulationsbewegung.

Seitdem Unger zuerst auf die Identität der Bewegungen der Amoeben und Plasmodien einerseits und des in Pflanzenzellen circulirenden Protoplasma andererseits aufmerksam machte, ist die wesentliche Uebereinstimmung beider Erscheinungen nicht nur niemals angezweifelt worden, sondern die neuen Thatsachen, welche seitdem unsere Kenntniss auf diesem Gebiete bereichert haben, haben immer weitere Stützen für seine Lehre herbeigeschafft. Aus dieser aber geht für unseren speciellen Zweck hervor, dass was bei jenen äusseren Formänderungen die Hautschicht leistet, bei den centralen Circulationsbewegungen von der Wand der Vacuole besorgt wird.

Die von den älteren Autoren als Circulation bezeichneten inneren Strömungen gehören bekanntlich zu drei verschiedenen, aber durch Uebergänge vielfach verbundenen Typen. Im ersteren Typus ist die Strömung nur wandständig und findet sie in Einer constanten unverzweigten Bahn und mit unveränderter Richtung statt; dies ist die sogenannte Rotation. Im zweiten Typus ist die Bahn mehr oder weniger verzweigt, die Richtung oft eine periodisch umsetzende, doch liegen alle Ströme noch, wie im ersteren Fall, im wandständigen Protoplasma. Diese Form der Bewegung ist zum Beispiel in erwachsenen Parenchymzellen allgemein verbreitet. Im dritten Typus

finden sich gleichfalls im wandständigen Protoplasma verzweigte Bahnen mit wechselnder Stromesrichtung, doch gehen von diesen aus in den Zellsaft Stränge und Fäden hinein, in denen jetzt gleichfalls die Körnchenströme beobachtet werden. In Haaren, jungen Gefässen, jungen Epidermiszellen u. s. w. ist dieser Fall bekanntlich leicht aufzufinden.

Dem oben hervorgehobenen Unger'schen Principe gemäss, können wir diesen letzten Typus als den der inneren Pseudopodienbildung bezeichnen, und nur diesen haben wir im Folgenden zu berücksichtigen.

Unsere Aufgabe ist es nun, den Antheil der Vacuolenwandung und den des Körnerplasma an dieser inneren Pseudopienbildung getrennt zur Darstellung zu bringen, um dadurch die Bedeutung jenes Organes für diese Bewegung beurtheilen zu können. Zu diesem Zweck wollen wir zunächst die Plasmodien betrachten und zusehen, aus welchen Erscheinungen sich bei ihnen der Antheil der Hautschicht an ihren Bewegungen folgern lässt. Dann aber werden wir untersuchen, ob dieselben Erscheinungen bei der inneren Pseudopodienbildung zurückkehren, und ob hier also dem Tonoplasten dieselbe Rolle zukommt als dort der Hautschicht.

Bei den Bewegungen der Plasmodien geht jener Antheil der Hautschicht an der Pseudopodienbildung am klarsten daraus hervor, dass die neuen Füsschen ganz von dieser Schicht gebildet werden, und als wellige hyaline Prominenzen entstehen, ohne dass sogar die Grenzlinie zwischen Hyaloplasma und Körnerplasma zunächst von ihnen afficirt wird. Erst wenn sie grösser werden, dringt das Körnerplasma in sie hinein; sehr dünne Scheinfüsschen können sogar gänzlich hyalin bleiben[1]). Wie diese Bewegungen der Hautschicht autonome sind, so sind es anderseits im Wesentlichen auch die des Körnerplasma, was zumal dort unzweifelhaft ist, wo in den grösseren Plasmodienkörpern die Strömchen sich hin und her bewegen, ohne dass sichtbare Veränderungen in der äusseren Form des Protoplasten auftreten. Dass beide Erscheinungen gelegentlich einander beein-

1) Vergl. z. B. de Bary, Die Mycetozoen, S. 44 und Hofmeister, Die Pflanzenzelle, S. 23.

flussen, darf von vornherein erwartet werden und ist auch für manche Fälle durch die Beobachtung sicher gestellt.

Ganz ähnlich verhält es sich nun bei der inneren Pseudopodienbildung, namentlich in dem bekannten Beispiele, den Haaren der Tradescantia virginica. Genau wie bei den Plasmodien sieht man auch hier die ersten Anfänge der Scheinfüsschen nur aus hyalinem Plasma gebildet, erst später dringt Körnerplasma in sie ein [1]), und wenn sie ganz dünn sind, so bleiben sie auch hier oft zeitlebens hyalin. Zwar hat es oft den Anschein, als ob sie nur aus Körnerplasma beständen, da ihr äusserst dünner hyaliner Ueberzug der Beobachtung entgeht, doch lehrt eine genaue Untersuchung, dass dort, wo man einen dickeren Ueberzug erwarten darf, dieser auch thatsächlich vorhanden ist [2]).

Somit ergiebt sich, dass in beiden Fällen die Bewegungen aus zwei Factoren zusammengesetzt sind, von denen jeder als die Leistungen eines besonderen Organes angesehen werden muss. Die Strömchen rühren von der autonomen Beweglichkeit des Körnerplasma her, die äussere resp. innere Formänderung der Protoplaste aber von der Thätigkeit einer hyalinen Schicht, welche das Körnerplasma bekleidet. Diese Schicht ist bei den Plasmodien die Hautschicht, in den Zellen mit Circulationsbewegung die Wand der Vacuolen. Beide Organe entwickeln, wie auch das Körnerplasma, in sich selbst die Kräfte zu ihren Bewegungen, alle drei bestehen sie somit aus lebendem Protoplasma [3]).

Und dass diese Wand der Vacuole und die mittelst Salpeterlösungen isolirbaren Blasen eines und dasselbe Organ sind, wird wohl kaum Zweifeln unterworfen sein. Allerdings kann man an den isolirten Organen das Ausstülpen von inneren Scheinfüsschen nicht beobachten; ihre Trennung vom Körnerplasma und der krankhafte Zustand, in welchem sie selbstverständlich verkehren, lässt dieses von vornherein als unmöglich erscheinen. Selbst bei der normalen Plasmolyse ziehen die Zellen von Tradescantia vir-

1) Hofmeister, Pflanzenzelle, S. 45.

2) Hanstein, Das Protoplasma, 1880, S. 157.

3) Auch hier liefern die Erscheinungen der Aggregation bei Drosera eine weitere Bestätigung. Vergl. l. c.

ginica zunächst ihre Centralströmchen ein, um erst nach einiger Ruhe wieder neue in den Zellsaft auszusenden [1]). Diese Ruhe trifft die isolirten Wände der Vacuolen aber bereits in beträchtlich geschwächtem Zustande. Doch die Thatsache, dass beide die Grenze zwischen Körnerplasma und Zellsaft einnehmen und dass beide äusserst dünne hyaline Schichten sind, deren Dicke im lebenden Zustande meist nicht zu erkennen ist, spricht deutlich für ihre Identität. Zum Ueberfluss erinnere ich daran, dass ich auch in den Haaren der Tradescantia virginica, diesem am meisten erforschten Beispiele jener Bewegungen, die Anwesenheit der Vacuolenwandung mittelst meiner Methode nachgewiesen habe [2]). Auch geht aus den Beobachtungen des vorhergehenden Paragraphen klar hervor, dass die Zellsaftblasen selbst nach dem Isoliren, wenigstens in den ersten Momenten nach dem Tode des übrigen Plasma, dieselbe Dehnbarkeit und Elasticität, dasselbe Vermögen des Zusammenfliessens der Theile bei einfacher Berührung, dieselbe Fähigkeit, zu dünnen Fäden ausgezogen zu werden, mit einem Worte, dieselbe Plasticität besitzen, welche uns in den autonomen Bewegungen der normalen Vacuolenwandung stets in so hohem Grade auffällt.

§ 3. Vergleichung der Vacuolenwandung mit der Hautschicht im erstarrten Zustande.

Nicht nur während des Lebens, sondern auch nach dem Tode lassen sich für die Vacuolenwandung und die Hautschicht mehrfache Punkte nachweisen, in denen sie gleiche Eigenschaften besitzen. Indem wir ihre Uebereinstimmung auch in dieser Hinsicht verfolgen, beschränken wir uns nur auf diejenigen Fälle, in denen die betreffenden Theile ohne merkliches Zusammenschrumpfen erstarrt sind, die Erscheinungen, welche das Zusammenschrumpfen begleiten, bewahren wir für einen späteren Paragraphen auf.

Für die Beschreibung der Zellsaftblasen im völlig erstarrten Zustand wählen wir als Object wiederum die Spirogyra nitida. Ich untersuchte ihre, in zehnprocentiger Salpeterlösung isolirten Vacuolen-

1) Hofmeister, Die Pflanzenzelle, S. 51.
2) Vergl. S. 481 und Taf. XXII, Fig. 4.

wände vorwiegend nach einem sechstägigen Aufenthalte in dieser Flüssigkeit, zum Theil aber auch an solchen Zellen, in denen das Erstarren der isolirten Blasen durch vorsichtige Erwärmung oder durch Behandlung mit gewissen Giften beschleunigt worden war. Die Vacuolen erstarren unter diesen Umständen in der Regel ohne zu platzen, und wir schliessen die Fälle, wo letzteres eintrat, von unserer Beschreibung zunächst vollständig aus; sie werden im § 5 ihre Besprechung finden.

Auf Taf. XXIII habe ich in Fig. 4 eine Zelle von Spirogyra nitida im erstarrten Zustand abgebildet; sie hatte sechs Tage in zehnprocentiger Salpeterlösung zugebracht. Die Saftblase war gleich anfangs zur Hälfte von den sterbenden, äusseren Theilen des Plasma entblösst worden, zum Theile war sie auch jetzt noch von diesen umgeben. Als ich nun Eosin zusetzte, diffundirte dieses durch die Vacuolenwandung hindurch und färbte deren Inhalt roth. Die Blase selbst war hyalin und von glatter und wie gespannter Oberfläche, aber sie war völlig steif und spröde, denn als ich vorsichtig auf das Deckglas drückte, zerbrach sie bei *a* und bekam einen Riss, ohne dabei zusammenzuschrumpfen oder auch nur den Riss zu erweitern, wie sie im elastisch gespannten Zustande gethan haben würde. Die Figur stellt die Saftblase im zerdrückten Zustand dar.

Auch in den übrigen Zellen dieses Versuches waren die Zellsaftblasen völlig steif und spröde und liessen sie den Farbstoff in die Vacuole ohne merklichen Widerstand auch dann eindringen, wenn ihre Oberfläche noch keine Risse aufwies. In mehreren Zellen gelang es mir, die Blasen zu zerdrücken; sie verhielten sich dabei, wie die der oben besprochenen und abgebildeten Zelle.

Andere Fäden aus demselben Materiale benutzte ich, um mich von dem Mangel jeglicher Spannung in den isolirten Wänden der Vacuolen zu überzeugen. Ein einfaches Mittel dazu ist das Aussüssen der Salzlösung mit Wasser. Die frischen Blasen schwellen dabei anfangs rasch an, sie werden stark ausgedehnt, häufig aber platzen sie und schrumpfen dann zusammen. Die bereits erstarrten erleiden beim Auswaschen des Salzes dagegen keine merkliche Veränderung, sie behalten fortwährend dieselbe Grösse bei. Dass sie

sich weder ausdehnen noch contrahiren, beweist, dass sie starr und ohne Spannung sind.

Tödtet man die frischen, isolirten Saftblasen ohne Verdünnung der Salpeterlösung durch ein schwaches Gift, z. B. eine schwache Jodlösung, so sieht man sie häufig platzen und zusammenschrumpfen (Agave, Spirogyra u. a.). Lässt man in derselben Weise das Gift auf die Vacuolenwände nach sechstägigem Aufenthalt in der Salzlösung einwirken, so übt dieses auf sie keine solche Wirkung mehr aus.

Die erstarrten Saftblasen der Spirogyra nitida zeigten sich für sämmtliche Reagentien, welche ich darauf geprüft habe, sowie für die gelösten Stoffe des Zellsaftes permeabel. Namentlich gilt dieses von Salzen, Farbstoffen, und von dem im Zellsaft enthaltenen Gerbstoff. Denn dieser pflegt auch aus den Vacuolen mit anscheinend nicht zerrissener Wand nach sechstägigem Aufenthalt in der Salpeterlösung verschwunden zu sein, wenigstens konnte ich ihn mit den gebräuchlichen Reagentien nicht mehr nachweisen, obgleich solches in den frisch isolirten Vacuolen ein Leichtes ist. Doch kommen wir auf diese Verhältnisse später ausführlich zurück.

Die Saftblasen von Spirogyra nitida zeigen ferner im erstarrten Zustand deutlich eine doppelte Contour (vgl. Taf. XXIII, Fig. 4 u. S. 498). An den lebendigen Objecten gelang es mir bis jetzt nicht, diese nachzuweisen, ihr Umriss bildete eine feine helle Linie, ihre Oberfläche ist glänzend und stark lichtbrechend. Zumal an den Rändern der Risse ist die doppelte Contour im ersteren Falle äusserst deutlich, doch auch an nicht zerbrochenen erstarrten Tonoplasten sah ich sie sehr allgemein, sowohl nach längerem Liegen der Zellen in der Salzlösung als auch nach schwacher Erwärmung in dieser. Zusatz von etwas Eosin erhöhte die Deutlichkeit. Auch bei Behandlung mit doppeltchromsaurem Kali, statt mit Salpeter und Eosin, war diese Eigenschaft schön zu beobachten.

Die Vacuolenwände von Spirogyra sind ferner im völlig erstarrten Zustand hyalin und durchscheinend. Ohne Hülfe von Farbstoffen ist es dadurch sogar oft sehr schwer zu entscheiden, ob eine Vacuole noch lebendig oder bereits völlig steif geworden ist. Doch fehlt den todten Organen jener den lebenden eigenthümliche Glanz, jenes starke Lichtbrechungsvermögen. Sind die todten Blasen

anscheinend trübe und körnig, wie auf Taf. XXI in Fig. 11, so pflegt dieses von Körnerplasma herzurühren, welches ihnen äusserlich noch anhaftet, wie dieses auf Taf. XXI in Fig. 6 bei t und Taf. XXIV in Fig. 8 A abgebildet ist.

Dass die Substanz unserer Saftblasen hyalin und anscheinend structurlos zu sein pflegt, ist in Uebereinstimmung mit den Resultaten derjenigen Forscher, welche die Wand der Vacuole in ihrem normalen Verbande mit den übrigen Organen des Protoplasten untersuchten. So fand in der letzten Zeit z. B. Schmitz sogar nach Behandlung mit Pikrinsäure die dünnsten derjenigen Fäden, welche in Zellen mit centralen Plasmaströmchen den Zellsaft durchsetzen, und welche offenbar wenigstens grösstentheils aus der Vacuolenwandung gebildet sind, durchaus homogen; nur hier und da führten sie jene kleinen dunkleren Körnchen, welche schon seit langer Zeit aus der Körnchenbewegung des Protoplasma bekannt sind[1]). Auch die Hautschicht wird von den meisten Mikroskopikern als eine hyaline, im Leben structurlose Lage beschrieben, und auch in diesem Punkte finden wir also Uebereinstimmung in den Eigenschaften jener beiden das Körnerplasma und die übrigen Organe einschliessenden Grenzschichten.

Zum Schlusse wollen wir noch das Verhalten der erstarrten Blasen gegenüber Farbstoffen behandeln. Von solchen werden die Vacuolenwandungen unserer Spirogyra im Allgemeinen nur schwach tingirt. Eosin, welches in der salpeterhaltigen Flüssigkeit das todte Plasma viel intensiver färbt als in wässeriger Lösung, wird auch in ersterer kaum in merklicher Menge von den starren Vacuolenwandungen aufgenommen. Kaum gelingt es, sie gefärbt zu sehen, und nur, dass sie in der Eosin-rothen Umgebung schärfer hervortreten als ohne diesen Farbstoff, deutet auf eine Aufnahme dieses Körpers hin. Auch Jodlösung, welche das Körnerplasma, z. B. wo es stellenweise den Vacuolen anhängt, tief braun färbte, ertheilte den Saftblasen, wo sie von anhängenden Theilen völlig frei waren, kaum einen merklich gelblichen Ton. Auch mit anderen Farbstoffen gelang es mir nicht, bessere Resultate zu erhalten.

---

1) F. Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasma und der Zellkerne. Sitzungsber. Bonn 13. Juli 1880, Sep. S. 4.

Auch in dieser Eigenschaft sehe ich eine merkwürdige Uebereinstimmung mit der Hautschicht, welche häufig, wo sie getrennt vom Körnerplasma zur Beobachtung gelangte, als indifferent gegen die für dieses üblichen Färbungsmittel beschrieben wird. So sagt z. B. Tangl, dass die Hautschicht in den Zellen der Erbse, sowie in denen des Endosperms von Strychnos, Phoenix u. a. nicht durch Karmin gefärbt werde[1]). So beschreibt Dippel in seiner ausgezeichneten Arbeit über das Entstehen der Spiralleisten in der Zellhaut[2]), wie die Bänder hyalinen Plasmas, welche als Verdickungen der Hautschicht an jenen Stellen auftreten, wo nachher die Spiralleisten abgesetzt werden sollen, und an denen die Strömchen des Körnerplasma entlang gehen, sich mit Jod gar nicht färben, während das Körnerplasma hochgelb wird. Auch die Cilien der Flagellaten besitzen nach Künstler und Bütschli, im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Plasma, eine sehr geringe Tingirbarkeit[3]).

Fassen wir die Ergebnisse unserer Beobachtungen kurz zusammen, so können wir sagen, dass zwischen dem lebenden Zustand der frisch isolirten Vacuolenwände und ihren Eigenschaften nach dem völligen Erstarren, im Wesentlichen derselbe Unterschied besteht, wie zwischen der lebenden und der todten Hautschicht. Im Leben stimmen die Wand der Vacuolen und die Hautschicht in ihrem Verhalten gegenüber plasmolytischen Reagentien bis in Einzelheiten genau überein, im Tode sind beide starr, im hohem Grade für gelöste Stoffe permeabel, hyalin und oft nur schwach tingirbar.

Die einzelnen namhaft gemachten Differenzpunkte zwischen der lebenden und der todten Vacuolenwandung werden wir in § 6 dazu benutzen, um das allmählige Fortschreiten des Erstarrens beim langsamen Tode zu studiren.

---

1) E. Tangl in diesen Jahrbüchern Bd. XII, S. 180 und Sitzungber. der k. Akad. d. Wiss., Wien Juni 1878, S. 39.

2) L. Dippel, Ueber die wandständigen Protoplasma-Strömchen in den Abh. d. Naturf.-Gesellsch. zu Halle Bd. X, 1864, S. 58.

3) Bütschli in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. I, 2. Aufl., Heft 22, 23, 1883 S. 674. Vergleiche auch die Beobachtungen von Schmitz, l. c., über die sogenannte Netzstruktur des Protoplasma und das Verhalten der Fasern und Maschen gegen Farbstoffe.

§ 4. Das Fixiren der isolirten Vacuolen.

Genau wie die ganzen Protoplaste, so können auch die isolirten Vacuolen durch die zu diesem Zwecke üblichen Mittel fixirt werden. Und zwar gelingt es, sie in den verschiedensten Stadien ihrer Zusammenziehung und Ablösung von dem übrigen Plasma erstarren zu lassen. Manche Einzelheiten des Vorganges können daher leichter an fixirten Präparaten als während des Processes selbst an den noch lebenden Objekten studirt werden, und auch für die Demonstration eignen sich die fixirten Vacuolenwände in vortrefflicher Weise.

Selbstverständlich sind nicht alle Fixirungsmittel in gleichem Grade für diesen speciellen Fall geeignet. Die schönsten Resultate gab mir Osmiumsäure, dagegen sah ich die Saftblasen unter der Einwirkung concentrirter Pikrinsäure mehrfach platzen und zusammenschrumpfen. Als Objekt benutzte ich die in zehnprocentiger Salpeterlösung isolirten Vacuolen der Spirogyra nitida, und ich setzte die Reagentien stets in einer 10 pCt. Salpeter enthaltenden Lösung zu, damit die Vacuolen nicht durch Verdünnen des Salzes einen Schaden nehmen könnten. Die meisten der von mir benutzten Reagentien geben mit dem Gerbstoffe des Zellinhaltes einen starken Niederschlag, wodurch häufig die Vacuolen sich noch schärfer und schöner aus ihrer Umgebung hervorheben.

Ich fange mit der Beschreibung der Osmiumsäure-Präparate an. Vergl. Taf. XXIV, Taf. 4. Ich benutzte eine gerade vorhandene ursprünglich einprocentige Lösung, welche aber durch mehrjähriges Aufbewahren merklich an Gehalt verloren hatte, mischte diese in gleichen Theilen mit einer Salpeterlösung von 20 pCt. und setzte diese Mischung auf vorher längere oder kürzere Zeit in der zehnprocentigen Salpeterlösung aufbewahrte Spirogyren. Augenblicklich färbte sich der Zellsaft tiefschwarz, wohl durch die Einwirkung der Osmiumsäure auf den Gerbstoff[1]); die Masse erschien als völlig compact, zeigte sich aber beim nachherigen Zerdrücken der Vacuolen als aus einem grobkörnigen Niederschlag gebildet. Um die schwarzen Kugeln herum war bisweilen die Wand der Vacuole als

1) Künstliche Gerbstofflösung gab mit Osmiumsäure gleichfalls einen schwarzen Niederschlag.

eine helle Grenzlinie sichtbar. Hautschicht und Körnerplasma färbten sich nicht, auch nicht in normal plasmolysirten Zellen; die Chlorophyllbänder behielten ihre grüne Farbe bei. In meinen Präparaten beobachtete ich die Zellen in den verschiedensten der auf Taf. XXI und XXIV abgebildeten Zustände; stets waren die Vacuolen tiefschwarz. Als Beispiel habe ich auf Taf. XXIV in Fig. 4 eine Zelle dargestellt. Das äussere Protoplasma war unter geringer Contraction gestorben, die Vacuole hatte sich in vier Kugeln getheilt, von denen die zwei oberen noch nicht völlig getrennt waren. Sie waren durch eine, noch mit Zellsaft erfüllte Röhre verbunden, was man daran sieht, dass auch der Inhalt der Röhre schwarz wurde. Die Vacuolen waren genau kugelig, mit glatter Oberfläche, also fixirt ohne zu collabiren. Sehr hübsche Bilder geben auch die zu ähnlichen Formen wie in Fig. 7 A u. B auf Taf. XXIV normal plasmolysirten Protoplaste; die beiden nahezu kugeligen Vacuolen sind schwarz, aber von hellem grünlich erscheinenden Plasma umgeben, und durch einen gleichfalls hellen und grünlichen Strang verbunden [1]). Fast den ganzen Formenreichthum der plasmolytischen Erscheinungen der Spirogyra, wie sie im ersten Abschnitt § 1 u. 2 beschrieben wurde, kann man oft an einem solchen Präparate demonstriren.

Mit Osmiumsäure habe ich auch in den Zellen des Fruchtfleisches von Symphoricarpus racemosa, die innerhalb des todten, nicht oder fast nicht contrahirten Plasma's isolirten Vacuolen fixirt. Einige behielten dabei Kugelform, andere bekamen eine unregelmässige Oberfläche. Da sie den eigenthümlichen Glanz verlieren, der sie im lebenden Zustande so leicht kenntlich macht, sind sie nach dem Fixiren häufig schwierig aufzufinden.

Mehrere Salze schwerer Metalle gaben für die Vacuolen von Spirogyra nitida schöne Fixirungsmittel ab. So Quecksilberchlorid, Silbernitrat und häufig auch schwefelsaures Kupfer. Eine Salpeterlösung, welche nur 0,0001 Aeq. $HgCl_2$ enthielt, reichte hin, um die Saftblasen dieser Pflanze momentan erstarren zu lassen, und da ihr Inhalt eine bräunliche Farbe anzunehmen pflegt, erhielt

1) Es zeigt dieses, dass das Protoplasma selbst keinen Gerbstoff enthält, dieser ist auf den Zellsaft beschränkt. Dasselbe zeigen Silber- und Eisenpräparate; vergl. Abschnitt III, § 5.

ich ähnliche Bilder, wie in den Osmiumpräparaten, wenn auch nicht so schön. Auch nicht plasmolysirte sowie normal plasmolysirte Zellen konnte ich mit Quecksilberchlorid in schöner Weise fixiren, im ersteren Fall erhielten sich die vom Kern ausstrahlenden Plasmafäden in ausgezeichneter Weise. Auch in den Zellen anderer Pflanzen kann man Quecksilberchlorid, mit oder ohne Plasmolyse, oder nach dem Isoliren der Vacuolen mit Erfolg zur Fixirung anwenden, doch ist je nach den Geweben oft eine höhere Concentration erforderlich. Ueber die Wirkung sehr geringer Mengen von Quecksilberchlorid auf die Vacuolen der Tradescantia vergleiche man Abschnitt III, § 3 u. 4; bei grösseren Gaben werden auch diese fixirt.

Kupferchlorid, schwefelsaures Kupfer, verschiedene Eisensalze (Taf. XXIV, Fig. 5) und Silbernitrat lassen die Wände der Vacuolen der Spirogyra häufig, wenn auch nicht immer, ohne Collabiren erstarren. Auf die Wirkung dieser Salze komme ich aber in Abschnitt III § 5 bei der Behandlung der Gerbstoffreaction ausführlich zurück.

Auch Jodium leistete mir häufig als Fixirungsmittel gute Dienste. In schwachen Gaben lässt es die Zellsaftblasen der Tradescantia, wie das Quecksilberchlorid, langsam sterben und veranlasst es, je nach Umständen, die Erscheinungen der nachträglichen Ausdehnung (III, § 3) oder der stetig fortschreitenden Contraction (III, § 4); in stärkeren Gaben lässt es diese Organe aber momentan erstarren. Wenn man aus alkoholischer Jodtinctur durch Wasser Jodium in fein krystallinischer Form niederschlägt und dieses auf dem Filtrum auswäscht, so löst es sich in der zehnprocentigen Salpeterlösung leicht mit deutlich hellbrauner Farbe auf. In dieser Lösung erstarrten die vorher isolirten Vacuolen der Spirogyra nitida, wenn auch nicht ausnahmslos, so doch zahlreich, ohne zu platzen und zusammenzuschrumpfen. Auch ohne Plasmolyse kann man die Zellen der Spirogyra mit Jodium fixiren, und solche Präparate sind sehr geeignet, zu zeigen, wie spröde die Protoplaste in diesem Zustand sind. Denn sie sind ohne jede Contraction erhärtet; durch Zerdrücken oder Zerschneiden der Zellen, ja zuweilen beim einfachen Knicken der Fäden werden sie aber zusammengefaltet und dabei von der Zellhaut isolirt. Ein ähnliches Zusammenfalten nach dem Fixiren mit Jodium bewirkt starkes Glycerin, während absoluter Alkohol solche Zellen nicht sichtlich verändert.

An den Zellen des Fruchtfleisches von Symphoricarpus racemosa gelang es mir gleichfalls mit Jodium die isolirten Vacuolen zu fixiren.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen geht hervor:

1. dass die isolirten Wände der Vacuolen im Allgemeinen durch dieselben Reagentien und unter denselben Erscheinungen fixirt werden können, wie die übrigen Organe der Protoplaste;
2. dass dieselben Mittel, welche sie in gewissen Concentrationen plötzlich erstarren lassen, in schwächeren Gaben nicht selten in ihnen die Erscheinungen des langsamen Sterbens hervorrufen.

§ 5. Das Platzen und die nachherige Contraction der Vacuolenwandung.

Schon mehrfach habe ich Versuche beschrieben, welche damit endeten, dass die isolirten und plasmolytisch contrahirten Vacuolen platzten, und dass ihre Wand dabei zusammenschrumpfte. Ich möchte jetzt diese Erscheinung, welche uns im nächsten Paragraphen ein Mittel sein wird, um das allmählige Erstarren der isolirten Zellsaftblasen zu studiren, etwas eingehender beschreiben. Und zwar nur, wie sie sich an frisch isolirten Vacuolen darbietet, denn die Abweichungen, welche bereits längere Zeit isolirte Saftblasen dabei aufweisen, gehören sämmtlich in das Gebiet des langsamen Sterbens, also in den nächsten Paragraphen.

Der einfachste Fall ist wohl der, in welchem das Platzen durch Verdünnung des plasmolytischen Reagens hervorgerufen wird. Je nachdem dieses Aussüssen rascher oder langsamer von Statten geht, ist die Erscheinung eine andere. Im letzteren Fall sah ich häufig die völlig isolirten Vacuolen unter meinen Augen anschwellen, platzen und zusammenschrumpfen, im ersteren platzten sie so bald, dass eine Zunahme des Volumens nicht mit Sicherheit zu erkennen war. Das Zusammenfallen geht bisweilen rasch, bisweilen aber langsamer vor sich, häufig so, dass man es in seinen einzelnen Stadien verfolgen kann. Auf Taf. XXIV habe ich in Fig. 8 A eine Zelle mit vier zum Theil ganz, zum Theil zur Hälfte aus dem

todten Plasma herausgetretenen Vacuolen abgebildet. Als ich die Salpeterlösung dieses Präparates mit Wasser aussüsste, platzten sie und contrahirten sich, wobei die beiden kleineren sich in die todten Plasmareste zurückzogen, während die beiden anderen als faltige Membranen, ohne Spannung und ohne Glanz sichtbar blieben (Fig. 8 B).

Das Zusammenfallen der geplatzten Blasen beruht offenbar auf der Aufhebung jener elastischen Spannung, der sie im frischen Zustande ihre glatte Oberfläche und ihre die Kugelform anstrebende Gestalt verdankten. Nicht anders verhält sich eine todte Blase, welche durch ihren Inhalt stark gedehnt war und nun an einer Stelle plötzlich zerrissen wird. Und die Spannung der plasmolysirten Vacuolen ist selbst offenbar nur ein kleiner Theil derjenigen Spannung, welche sie in ihrer normalen, soviel stärker ausgedehnten Lage besassen. Ob die Substanz der Vacuolenwände, nach dem Platzen, eine etwa auf Wasserverlust beruhende Volumverringerung erfährt, dürfte schwer zu entscheiden sein, da die elastische Contraction zur Erklärung der beobachteten Erscheinungen hinreicht.

Ein anderes Mittel, um die isolirten Vacuolen zum Platzen zu bringen, ist der Zusatz einer geringen Menge einer freien Säure ohne gleichzeitige Verdünnung der plasmolysirenden Salzlösung. Wie im nächsten Abschnitt ausführlich erörtert werden wird, hat ein solcher Zusatz ein Anschwellen der Vacuolen zur Folge, das gewöhnlich von einem Platzen gefolgt wird. Dieses Platzen aber war in den dort zu beschreibenden Versuchen eine sehr gefürchtete Erscheinung, weil es selbstverständlich immer die Fortsetzung der betreffenden Beobachtung unmöglich machte und eine Reihe der bei jenen Versuchen befolgten Vorschriften hatte hauptsächlich nur den Zweck, dieses ungewünschte Ende der Beobachtungen möglichst lange zu verschieben.

Unterscheidet sich der flüssige Zelleninhalt in einer sichtbaren Weise von der umgebenden Lösung, so lässt sich direct beobachten, wie er durch den entstandenen Riss hinausgepresst wird. So sieht man z. B. den farbigen Saft der Epidermiszellen der Tradescantia discolor aus den contrahirten Saftblasen beim Platzen als eine kleine Wolke aus dem Riss heraustreten und sich in der Salzlösung verbreiten, um dort bald unsichtbar zu werden.

In den Zellen der Spirogyra nitida kann man in dem Inhalt der in üblicher Weise isolirten Vacuolen durch Zusatz gewisser Säuren einen körnigen Niederschlag entstehen lassen, ohne dass gleichzeitig ihre Wand eine merkliche Veränderung erleidet. Bald darauf wird, wie im nächsten Abschnitt des Näheren beschrieben werden wird, durch die Wirkung der Säure die Vacuole ausgedehnt, und früher oder später folgt darauf das Platzen ihrer Wand. Aus dem entstandenen Risse sieht man nun den körnigen Inhalt hervortreten, während die Blase sich contrahirt; ist der Riss, wie häufig der Fall, selbst nicht sichtbar, so kann man sich über seine Lage mittelst dieser Erscheinung orientiren.

Sehr geeignet zu diesem Versuche ist Pikrinsäure, von der man einfach kleine Kryställchen auf dem Objectglas in die Salpeterlösung aufzulösen braucht, um die Erscheinung wenige Minuten nachher beobachten zu können. Sie färbt den Saft der Vacuolen gelb, noch ehe sie darin den erwähnten Niederschlag erzeugt. Letzterer löste sich, nachdem er aus der geplatzten Blase hervorgetreten war, in der umgebenden Flüssigkeit wieder auf. Auch Oxalsäure und Osmiumsäure erzeugten in den fraglichen Vacuolen einen Niederschlag, den ich gleichfalls deutlich beim Platzen hinaustreten sah.

Das Zusammenschrumpfen sah ich in den isolirten Saftblasen der Spirogyra nitida auch, als ich das Platzen durch Salzsäure oder Essigsäure ohne gleichzeitige Verdünnung der Salpeterlösung[1]) bewirkte. Es geschah in einigen Vacuolen nahezu plötzlich, in anderen ging es langsam oder stossweise vor sich und zwar bei Behandlung mit derselben Säure, ja sogar in demselben Präparate.

Das Platzen der plasmolysirten Vacuolen kann, ausser durch Säuren, auch noch durch andere Ursachen herbeigeführt werden. So z. B. gelang es mir häufig, durch Druck auf das Deckglas die Zelle der Spirogyra und ihre isolirten Zellsaftblasen derart abzuplatten, dass letztere endlich platzten. Doch auch ohne vorherige Ausdehnung und ohne irgend welche bekannte Ursache für eine solche, z. B. nach mehrtägigem Aufenthalt in der zehnprocentigen

1) Um dieses zu erreichen, mische ich eine Salpeterlösung von 20 pCt. mit einem gleichen Volumen Säure, z. B. von 0,2 Aeq., und ersetze unter dem Deckglas die ursprüngliche zehnprocentige Salpeterlösung durch diese Mischung.

Salpeterlösung (in einem Cylinderglase) findet man häufig zahlreiche Blasen mehr oder weniger zusammengeschrumpft und also geplatzt. So z. B. in der auf Taf. XXI in Fig. 11 abgebildeten Zelle. Es ist dieses aber wahrscheinlich bereits eine Folge des langsamen Erstarrens und lässt sich aus den Angaben des nächsten Paragraphen ohne Mühe erklären.

Die beschriebenen Erscheinungen stellen eine neue Uebereinstimmung zwischen der Wand der Vacuole und dem ganzen wandständigen Plasmaschlauch dar. Denn auch dieser platzt häufig, wenn man ihn, im plasmolysirten Zustande, den oben besprochenen Einflüssen aussetzt. Das Auswaschen des Reagens stellt Eine allbekannte Ursache dieses Vorgangs dar, doch kommen wir hierauf im nächsten Paragraphen zurück. Beim Erwärmen unter dem Mikroskop beobachtet man die Erscheinung gleichfalls und ich möchte hier ein Beispiel dieses Falles zur Erläuterung des ausgesprochenen Satzes einschalten (Taf. XXIII, Fig. 2).

Schnitte aus dem Parenchym der rothen Rübe, welche mehrere Stunden vorher in Chlornatriumlösung von 9 pCt. aufbewahrt waren und deren Protoplaste sich sehr stark, grösstentheils zu Kugeln, contrahirt hatten, wurden in derselben Flüssigkeit unter Deckglas gebracht und dieses ringsherum mittelst eines Lackes an das Objectglas angeschlossen, um einer Verdunstung des Tropfens während des Versuches vorzubeugen. Dann wurde eine bestimmte Zelle des Präparates ausgewählt und darauf das Ganze im Sachs'schen warmen Kasten langsam erwärmt. In einer Stunde stieg die Temperatur des Thermometers in der unmittelbaren Nähe des Objectes allmählig auf 60° C., dann in zwanzig Minuten von 60 auf 63° C. Die betreffende Zelle ist auf Taf. XXIII in Fig. 2 abgebildet. Vor dem Erwärmen klebte der Protoplast noch an einer breiten Stelle der Wand an, sie löste sich von dieser ab, bevor die Temperatur noch 45° C. erreicht hatte, und bildete von da an eine nahezu vollkommene Kugel. Diese hatte bei 62° C. noch eine glatte Oberfläche, bald darauf bildeten sich hyaline farblose Ausstülpungen, welche in Fig. 2 A im optischen Durchschnitt angegeben sind, und welche fortwährend ihre Form und Stellung änderten, sie wurden flacher und weniger zahlreich, dann wieder steiler und zahlreicher. Bald verschwanden sie, um an einer anderen Stelle wieder hervor-

zutreten. Sie waren anscheinend nur aus der Hautschicht und dem Körnerplasma gebildet. Bei 63° C. bildete sich statt dieser bei *a* eine dünnwandige, etwas grössere Ausstülpung, welche mit rothem Zellsaft gefüllt war. Fast augenblicklich platzte diese in ihrem Gipfel und der Schlauch stiess den rothen Inhalt aus, der als eine rothe Wolke sich in der umgebenden Salzlösung verbreitete und bald verschwand. Der Schlauch contrahirte sich langsam und stossweise unter meinen Augen und erreichte nach etwa 10—15 Sekunden die durch die punktirte Linie angegebene Form, welche sie dann beibehielt. Ich habe diesen Versuch theils in der genannten Lösung, theils in Rohrzuckerlösung von 40 pCt. zahlreiche Male wiederholt, stets platzten die Schläuche bei etwa 60° C. unter ähnlichen, wenn auch nicht immer so stark ausgeprägten Erscheinungen wie in dem beschriebenen Versuch.

Die zu Kugeln plasmolysirten noch völlig lebendigen Protoplaste platzen also im Wesentlichen unter den nämlichen Erscheinungen wie die in ähnlicher Weise contrahirten isolirten Vacuolen; auch in der Art des darauf folgenden Zusammenschrumpfens ist kein Unterschied zwischen beiden ersichtlich.

Der zuletzt beschriebene Versuch giebt aber die Veranlassung zu einer weiteren Frage, ob nämlich auch die isolirten Vacuolen durch Erwärmung bis über die Temperaturgrenze des Lebens zum Platzen gebracht werden können, und diese Frage leitet wiederum zu der folgenden, ob diese Grenze für ihre Wände bei denselben Graden der Thermometerskala liegt, wie für die übrigen Organe, oder ob sie vielleicht weit davon verschieden ist.

Obgleich ich der letzteren Frage kein eingehendes Studium gewidmet habe, so möchte ich ein paar, freilich zu anderen Zwecken angestellte Versuche, einschalten, welche wenigstens das lehren, dass die fraglichen Grenzen für die isolirten Saftblasen nicht wesentlich von den bekannten Werthen der oberen Temperaturgrenze des Lebens abweichen.

Eine dieser Wahrnehmungen machte ich an einer Zelle von Spirogyra nitida, welche in einer mit Eosin schwach gefärbten zehnprocentigen Salpeterlösung normal plasmolysirt war und welche ich unter Deckglas unter dem Mikroskop sehr langsam

erwärmte[1]). Nach einiger Zeit fing das äussere Protoplasma an, sich zu contrahiren, es stiess dabei seitlich eine grosse Vacuole aus; dieser folgten durch dieselbe Oeffnung noch zwei kleinere, indem die Hautschicht sich immer weiter zusammenzog, und sich mit Eosin färbte. Ich hörte jetzt mit der Erwärmung auf; das Protoplasma war roth, das Chlorophyll braun, die drei Blasen völlig farblos und mit gespannter, glatter Oberfläche. Die Stärke war noch nicht aufgequollen. Als ich nun langsam weiter erwärmte, quoll erst die Stärke auf, bald darauf aber starben die Zellsaftblasen, und ihr Inhalt nahm den Farbstoff auf. Häufig sah ich beim Ueberschreiten dieser Temperatur diese Blasen unter dem Mikroskop plötzlich platzen und zu einer unscheinbaren Masse zusammenschrumpfen; bei langsamerem Erwärmen erstarrten sie ohne Contraction.

In anderen Versuchen erwärmte ich Zellen, deren lebendige Vacuolen noch mehr oder weniger von den gestorbenen Chlorophyllbändern umgeben waren, in der rothen Salpeterlösung so vorsichtig wie möglich. Häufig gelang es mir, das Aufquellen der Stärke zu veranlassen, ohne dass ich gleichzeitig die Saftblasen tödtete. Dabei sah ich nicht selten halbausgetretene Vacuolen, wie sie auf Taf. XXI in Fig. 3 dargestellt sind, durch das starke Aufquellen des Amylums völlig nach aussen geschoben und isolirt werden. Anderenfalls sah ich in Zellen in dem auf Taf. XXI in Fig. 9 abgebildeten Zustand, die allseitig von aufquellender Stärke umringten Vacuolen zu den sonderbarsten Formen eingedrückt werden, indem sie dort Einstülpungen erhielten, wo gerade grosse Stärkekörner aufquollen, um sich zwischen diesen Körnern wieder auszudehnen. Es dauerte aber auch hier in der Regel nicht lange, bis die Blasen unter dem Einfluss der Wärme erstarrten und für das Eosin permeabel wurden.

Nach diesen Beobachtungen scheinen die Vacuolenwände der

1) Um Präparate unter dem Mikroskope zu erwärmen und sie während der Erwärmung unausgesetzt beobachten zu können, wende ich folgendes einfache Verfahren an. Ein kleiner lockerer Wattenpfropf, der an einem Kupferdraht befestigt ist, wird in eine Spiritusflasche eingetaucht und wenn er gut benetzt ist, an einer brennenden Lampe entzündet. Jetzt bringe ich die bewegliche Flamme unter die Oeffnung des Mikroskoptisches, indem ich den Draht in der Hand festhalte. Hält man die Flamme höher oder tiefer, anhaltend oder mit Unterbrechungen an jene Stelle, so kann man das Präparat leicht nach Willkür rascher oder langsamer erwärmen.

Spirogyra, wie sie überhaupt gegen schädliche Einflüsse widerstandsfähiger sind als das übrige Protoplasma, so auch sich gegen Temperaturen in der Nähe der oberen Grenze etwas resistenter zu verhalten. Doch ist die niedrigste tödtliche Temperatur für sie jedenfalls nicht weit von der Lebensgrenze der übrigen Theile der Protoplaste verschieden.

Um nun das Platzen der Vacuolen beim Ueberschreiten dieser Grenze besser zu studiren und es mit dem nämlichen Vorgange in den normal plasmolysirten Zellen zu vergleichen, habe ich folgendes Mittel gewählt, welches die Entstehung und die Lage der Risse bequem sichtbar machte, ja letztere noch an aufbewahrten Präparaten zu demonstriren gestattete. Ich benutzte als Material wiederum die Spirogyra, da diese in ihrem Zellsaft Gerbstoff enthält, und setzte der äusseren Flüssigkeit ein Eisensalz zu; dadurch musste, im Augenblick, wo die den Zellsaft einschliessende Blase einen Riss bekam, in oder vor diesem ein Niederschlag von gerbsaurem Eisen entstehen und so Bildung und Lage des Risses kenntlich machen.

Aus der betreffenden Versuchsreihe möge der auf Taf. XXIV in Fig. 6 abgebildete Fall zur Beschreibung ausgewählt werden. In der zehnprocentigen Salpeterlösung hatte sich die Hautschicht und das Chlorophyll nur wenig contrahirt, bevor es starb; die Vacuole hatte sich in zwei Theile gespalten, welche sich zu Kugeln abrundeten. Jetzt wurde ein Tropfen derselben Salzlösung, welche aber ausserdem noch essigsaures Eisen enthielt, auf das Präparat gesetzt; die beiden Vacuolen wurden dadurch zunächst nicht verändert. Als ich nun in der beschriebenen Weise langsam erwärmte, sah ich nach einiger Zeit eine der Vacuolen an einer bestimmten Stelle platzen; es bildete sich unter meinen Augen plötzlich ein dunkelblauer Niederschlag aus gerbsaurem Eisen. Dieser schien den Riss nach Art einer Niederschlagsmembran zu verstopfen, denn einige Secunden später zerriss die Vacuole nochmals, aber an einer anderen Stelle, und es bildete sich wiederum ebenso plötzlich ein dem vorigen gleiches Präcipitat. Die Wand der Vacuole war nun etwas zusammengefallen und ohne Glanz, also wohl auch ohne Spannung; ihr Inhalt färbte sich beim weiteren Erwärmen nicht mehr blau. Die zweite Vacuole war noch lebendig und platzte erst später. Eine andere Zelle, wie die beschriebene, aber aus demselben Prä-

parate, zeigte mir der Hauptsache nach dieselben Erscheinungen und eignete sich besser zu einer Figur; ich stellte sie deshalb in Fig. 6 auf Taf. XXIV dar.

Jetzt suchte ich dieselbe Erscheinung auch an normal plasmolysirten Zellen der Spirogyra auf. Ich bewirkte die Plasmolyse mit einer Rohrzuckerlösung von 25 pCt. (isotonisch mit 5 pCt. Salpeter) und setzte das essigsaure Eisen schon nach wenigen Minuten zu, nachdem ich mich vorher vom Eintreten der Plasmolyse überzeugt hatte. Sofort unter dem Mikroskop erwärmt, platzten die nur schwach plasmolysirten Protoplaste unter meinen Augen und bildeten ähnliche dunkelblaue Ballen des Niederschlages, wie die isolirten Vacuolen im vorigen Versuch.

Auch in diesem Punkte war also kein Unterschied zwischen dem Verhalten der ganzen Protoplaste und dem der Vacuolenwände zu erkennen.

Wird die Zuckerlösung beim Zusatz des Eisensalzes im vorigen Versuche verdünnt, so platzen zahlreiche Protoplaste auch ohne Erwärmung und man sieht die nämlichen Erscheinungen der Niederschlagbildung. Je stärker eine Zelle plasmolysirt und je mehr dadurch ihr Zellsaft concentrirt war, um so dichter war der Niederschlag, um so zahlreicher die Fälle, wo er den entstandenen Riss verstopfte, wie aus dem Auftreten von zwei, drei oder mehreren getrennten blauen Körnerhäufchen an demselben Protoplasten zu erschliessen war. In sehr schwach plasmolysirten Zellen verbreitete sich der Niederschlag von derjenigen Stelle, wo er am dichtesten, und wo also offenbar der Schlauch zerrissen war, mehr oder weniger weit in die Vacuole hinein, wobei er allmählig an Dichte abnahm; offenbar war der Riss hier nicht verstopft worden, und hatte das Eisensalz somit die Gelegenheit gehabt, durch die entstandene Oeffnung in die Vacuole einzudringen. Auch in Zellen mit fast unmerklicher Plasmolyse sah ich die örtlichen blauen Körnerhaufen, oder diese und den von ihnen aus sich im Zellsaft mehr oder weniger tief hinein verbreitenden Niederschlag.

Bemerkung verdient es, dass bei dieser Behandlung weder die Zellkerne noch auch die Chlorophyllbänder oder das äussere Protoplasma eine bläuliche oder schwarze Farbe annahmen. Sie enthalten im Leben offenbar keinen Gerbstoff, dieser ist auf den Zellsaft be-

schränkt. Ich bemerke dieses, weil bei der üblichen Behandlung von gerbstoffhaltigen Zellen mit Eisensalzen, ohne vorherige Plasmolyse, das Eisen oft so langsam eindringt, dass der Gerbstoff die Zeit hat, durch die sterbende Wand der Vacuole hinauszudiffundiren, wonach er vom Kern und den Chlorophyllkörpern und zum Theil auch wohl vom sonstigen Plasma oder gar von der Zellhaut absorbirt wird. Man findet dann diese Theile von gerbsaurem Eisen intensiv gefärbt; den Zellsaft oft ohne Niederschlag. Ich beobachtete dieses auch an meiner Spirogyra nitida in mehrfachen Versuchen. Nur die Anwendung der Plasmolyse kann hier den wahren Sachverhalt erkennen lassen [1]).

Die bis jetzt beschriebenen Versuche veranlassen mich, in Verbindung mit den Resultaten der beiden vorhergehenden Paragraphen, dazu, die verschiedenen Arten des Sterbens für die Protoplaste und die Vacuolenwände nochmals eingehend zu vergleichen.

Die Veränderungen, welche die plasmolytisch contrahirten und vom übrigen Plasma isolirten Wände der Vacuolen bei ihrem Tode erleiden, sind nach dem Vorhergehenden im Wesentlichen zweifacher Art. Entweder erstarren sie ohne Contraction, oder sie platzen und schrumpfen zusammen. Genau so verhalten sich aber die ganzen Protoplaste im plasmolysirten Zustand, wenigstens in Zellen mit Zellsaft; auch sie können ohne Contraction momentan erstarren oder platzen und sich contrahiren. Gilt nun dasselbe auch in nicht plasmolysirten Zellen? Dass auch hier das Protoplasma ohne jede Contraction fixirt werden kann, ist allgemein bekannt, es geschieht dieses stets, wenn es plötzlich oder doch wenigstens so rasch getödtet wird, dass es keine Zeit hat, sich zu contrahiren. Wenn es aber langsam stirbt, wird es dann platzen und zusammenschrumpfen?

Die Antwort auf diese Frage schliesst eine andere in sich. In zahlreichen Fällen, wo das Protoplasma, ohne die Einwirkung wasserentziehender Mittel langsam gestorben ist, z. B. nach langsamer Erwärmung bis über die Temperaturgrenze oder nach dem Zusatz äusserst verdünnter Lösungen von giftigen Substanzen, findet man

---

1) Vergl. auch Abschnitt III, § 5.

es bekanntlich in den Zellen zusammengeschrumpft, ja es wurde früher häufig das todte Protoplasma allgemein als contrahirt beschrieben[1]). Nachdem aber in dem letzten Jahrzehnt die Methode des Fixirens mehr in den Vordergrund getreten ist, scheint es mir zeitgemäss, die Frage zu stellen, welche wohl die Ursache jener Contraction der wandständigen Plasmaschläuche bei ihrem langsamen Tode ist?

Im Anschluss an die Erfahrungen über das Sterben im plasmolytischen Zustande liegt es nun auf der Hand, anzunehmen, dass auch ohne Plasmolyse die langsam sterbenden Protoplaste platzen und aus dem nämlichen Grunde sich contrahiren werden, wie in jenem Zustand. Ist dem aber so, so wäre die Contraction gestorbener Protoplaste allgemein in dieser Weise zu erklären, und die betreffenden Fälle würden sich dann direct der oben aufgestellten Regel unterordnen. Diese würde dann so lauten: Das wandständige Protoplasma erstarrt beim plötzlichen Tode ohne Contraction, beim langsamen Tode aber platzt es und zieht sich dann elastisch zusammen, bevor es starr wird; so verhält es sich sowohl mit als ohne Plasmolyse, und so verhalten sich auch die isolirten Zellsaftblasen nach dem Tode der übrigen Plasmatheile.

Auch in dieser Hinsicht bestände somit Uebereinstimmung zwischen der Vacuolenwandung und den übrigen Theilen der Protoplaste.

Um diese Uebereinstimmung auch hier als bewiesen betrachten zu dürfen, müssen wir aber für die gemachte Annahme betreffs der Contraction ohne Plasmolyse eine feste Grundlage zu gewinnen suchen. Und obgleich die gegebene Erklärung eine höchst einfache, und durch unsere bisherigen Erfahrungen vielseitig gestützte ist, scheint es mir doch keineswegs überflüssig, sie einer eingehenderen Erörterung zu unterwerfen.

---

1) Wenn zur Tödtung Alkohol, Glycerin oder starke Säuren benutzt worden sind, so ist es häufig gewiss, dass die Protoplaste erst plasmolytisch contrahirt werden konnten, bevor sie starben, und dass die beobachtete Contraction also dieser Ursache und nicht dem Tode zuzuschreiben war. Von der Plasmolyse durch Säuren werde ich im nächsten Abschnitt Beispiele erwähnen, und zeigen, wie ihr eine nachträgliche Ausdehnung zu folgen pflegt, welche wohl stets zu einem Platzen führt.

Die Contraction eines sterbenden Protoplasten kann im Allgemeinen von zwei Ursachen herrühren. Die eine ist eine Volumverminderung der protoplasmatischen Substanz (nicht des Zellsaftes) unter Ausstossung eines Theiles des Imbibitionswassers, die andere aber eine elastische Zusammenziehung vorher gedehnter Theile im Augenblicke, wo der Widerstand gegen diese Zusammenziehung an irgend einer Stelle aufgehoben wird. Wo z. B. in einer jungen Zelle ein solider Protoplast, der also keine Vacuolen besitzt, sich beim Tode ohne Anwendung wasserentziehender Mittel contrahirt, wird allgemein die erstgenannte Ursache als die wirksame angenommen. Wenn aber in älteren Zellen der Protoplast durch die Volumzunahme des Zellsaftes sehr stark gedehnt und in eine häufig dünne wandständige Blase verändert worden ist, da kann man offenbar nicht ohne Weiteres die erstere Ursache als die allein maassgebende betrachten. Und sobald es nachgewiesen ist, dass die Ausdehnung des Schlauches beim Wachsthum, wenigstens der Hauptsache nach, eine elastische ist, wird die Betheiligung der zweiten Ursache von vornherein als wahrscheinlich anzunehmen sein.

Die Erscheinungen der Plasmolyse erweisen nun meiner Ansicht nach mit voller Klarheit, dass der wandständige Schlauch in normaler Lage sehr stark elastisch gedehnt ist. Denn wenn man durch Zuckerlösung oder durch ein unschädliches Salz dem Zellsaft Wasser entzieht, ohne gleichzeitig das Protoplasma auch nur theilweise zu tödten, so zieht sich dieses zusammen ohne Falten zu werfen, und es behält auch bei sehr ansehnlicher Verminderung seiner Oberfläche noch stets die Merkmale vorhandener Spannung. Auf Taf. XXIV habe ich in Fig. 2 eine Zelle von Spirogyra nitida abgebildet, welche in einer zehnprocentigen Salpeterlösung normal plasmolysirt war. Man sieht auf dem ersten Blick, wie äusserst stark die Flächenabnahme der Hautschicht war[1]). Aber auch die Chlorophyllbänder, das Körnerplasma und die Wand der Vacuole haben sich in ähnlicher Weise contrahirt, und zwar alle ohne zu sterben. Ich nahm diese Zellen aus einer Cultur, in der die Fäden durch mehrtägigen Aufenthalt im Dunklen in einem erwärmten Raume sehr

1) Einige Erscheinungen der Plasmolyse in Zuckerlösungen lehren eine starke Contraction auch ohne Anwendung von solchen Lösungen kennen, welche eine grössere osmotische Kraft haben als der Zellsaft. Vergl. Abschnitt III, § 4.

arm an Stärke und sonstigen Inhaltsstoffen geworden waren und die Zellen selbst zumeist eine ungewöhnliche Länge erreicht hatten.

Einen lehrreichen Fall der elastischen Contraction des lebenden Plasma habe ich auf Taf. XXIV in Fig. 7 A und B abgebildet. Fig. 7 A stellt eine Zelle von Spirogyra nitida vor, welche in der zehnprocentigen Salpeterlösung normal plasmolysirt war. Die Vacuole war zu zwei Kugeln getheilt, welche durch einen langen Strang verbunden waren. Letzterer bestand nur aus Hautschicht, Körnerplasma und Chlorophyll und enthielt keinen Theil der Vacuolenwand oder des Zellsaftes, wie in ähnlichen Zellen sich leicht durch Osmiumsäure nachweisen liess, denn der Strang bleibt darin grün und hell, während die Zellsäfte einen schwarzen Niederschlag enthalten (vergl. S. 513). Jetzt erwärmte ich die in Fig. 7 A abgebildete, noch völlig lebende Zelle unter dem Mikroskope langsam und vorsichtig. Bald sah ich nun den Strang sich verkürzen, die grössere Vacuole behielt ihre Stelle, die obere näherte sich ihr langsam. Nach fünf Minuten war die in Fig. 7 B dargestellte Lage erreicht, der Strang noch lebendig. Doch starb er beim weiteren Erwärmen, worauf bald die Vacuolen platzten. Zu verschiedenen Jahreszeiten habe ich diesen Versuch mit Zellen aus verschiedenartigen Culturen wiederholt und unter günstigen Umständen die Erscheinung stets zurückgefunden. In diesen Versuchen wirkte das Erwärmen wohl vorwiegend dadurch, dass es die Protoplaste in den Stand setzte, gewisse noch vorhandene Widerstände gegen die Bewegung zu überwinden, ähnlich wie durch Erwärmen das Ankleben der plasmolysirten Protoplaste an die Zellhaut vermindert und ihr Streben zur Abrundung dadurch begünstigt wird.

Vergleichen wir nun mit der Figur 2 auf Taf. XXIV die nebenstehende Figur 3, welche eine Endzelle aus derselben Cultur vorstellt, nachdem sie, ohne Hülfe der Salpeterlösung und also ohne Plasmolyse, durch eine sehr schwache, nur 0,00002 Aeq. enthaltende Lösung von Quecksilberchlorid getödtet worden war. Das Protoplasma hatte sich in den meisten Zellen dieses Präparates von der Wand zurückgezogen, doch stets nur wenig. Die Contraction war viel geringer als die des lebendig plasmolysirten Schlauches in Fig. 2 und die elastische Dehnung des lebenden Schlauches reicht also völlig aus, um diese Contraction zu erklären.

Stärkere Dosen von Quecksilberchlorid lassen das ganze Protoplasma unserer Spirogyra momentan erstarren, sie machen jede Contraction unmöglich, wie wir im vorigen Paragraphen gesehen haben. Daraus folgt aber, dass die hier beschriebene Zelle nicht plötzlich, sondern nur allmählig gestorben ist[1]), und wir dürfen also auf die Erklärung ihrer Contraction die aus dem ersten Abschnitt sich ergebenden Regeln für das langsame Sterben anwenden. Dort haben wir aber gesehen, dass beim langsamen Tode die einzelnen Theile der Protoplaste nicht zu gleicher Zeit sterben, sondern dass die Wand der Vacuole länger am Leben bleibt als die übrigen Organe und ferner, dass die Hautschicht und das Körnerplasma äusserst leicht, selbst ohne andere Veranlassung als ihre eigene Contraction, stellenweise zerreissen. Ich erinnere daran, dass die Vacuolen der Spirogyra ganz gewöhnlich sich aus den sterbenden Theilen befreiten (z. B. Taf. XXI, Fig. 2, 3, 4), oder diese sogar gänzlich abstreiften (z. B. Taf. XXIV, Fig. 1 A).

Wenden wir diese Erfahrungen auf die in Fig. 3 (Taf. XXIV) abgebildete Zelle an, so müssen wir annehmen, dass auch bei ihrem langsamen Tode zunächst das äussere Protoplasma zerrissen, contrahirt und erstarrt ist, und dass darauf der Tod der Vacuolenwand folgte. Wenn aber nun auch diese nach längerer oder kürzerer Zeit platzt[2]), ist sie in ihrer Contraction durch das anhaftende, bereits erstarrte, äussere Plasma bedeutend verhindert und es erklärt uns dieser Umstand, weshalb das Ganze nur eine so geringe Volumverminderung aufweist.

Dass thatsächlich die zusammengefallenen Schläuche geplatzt sind, glaube ich, obgleich ich den Riss oder die Risse in diesem faltigen körnigen Körper gewöhnlich nicht auffinden konnte, dennoch aus ihren sichtbaren Eigenschaften ableiten zu dürfen. Und zwar aus dem Umstande, dass ihre Oberfläche nicht wie die einer plas-

1) Auch Hofmeister sagt, dass die Protoplaste der Spirogyra beim langsamen Tode sich contrahiren, beim plötzlichen Sterben aber ohne Ablösung von der Zellhaut erstarren.

2) Das langsame Sterben und das Platzen der isolirten Zellsaftblasen im plasmolytischen Zustand durch Zusatz von verdünnten Säuren oder anderen Giften ohne Verdünnung des plasmolytischen Reagens habe ich mehrfach beobachtet. Vergleiche zumal den folgenden Abschnitt.

molysirten und darauf momentan fixirten Vacuolenwand glatt und wie gespannt aussieht, sondern gänzlich mit grösseren und kleineren Falten wie besäet ist. Denn daraus scheint mir hervorzugehen, dass der sterbende Schlauch beim Ausstossen eines Theiles seines Inhaltes keinen irgendwie bedeutenden Widerstand zu überwinden hatte.

Vielleicht erhalten die fixirten Schläuche bei diesem Process zahllose äusserst kleine Risse. In beiden Fällen würde die Permeabilität des todten Protoplasma wenigstens zu einem guten Theile auf diesen beruhen.

Fassen wir die wichtigsten Ergebnisse dieses Paragraphen kurz zusammen, so finden wir:

1. dass sowohl die ganzen Protoplaste als auch die isolirten Vacuolenwände im plasmolysirten Zustande durch verschiedene Mittel zum Platzen gebracht werden können;
2. dass beide dabei zu faltigen, spannungslosen, unscheinbaren Häutchen zusammenfallen;
3. dass in beiden Fällen die sichtbare Contraction vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, in einem elastischen Zusammenziehen der vorher stark gespannten Blasen besteht.

§ 6. Das allmählige Erstarren der Vacuolenwandung.

Beweglichkeit ist das Merkmal des lebenden Protoplasma, Starre das des todten. Sämmtliche Organe der Protoplaste gehen beim Tode in den starren Zustand über, unter ihnen im Besonderen auch die Wand der Vacuole. Ebensowenig aber, wie in jenen dieses Erstarren nothwendigerweise plötzlich eintritt, ist solches auch in diesen der Fall. Ja, man kann durch eine geeignete Behandlung das Erstarren der Vacuolenwände äusserst langsam vor sich gehen und den ganzen Process über Stunden, ja selbst über mehrere Tage sich ausdehnen lassen.

In § 3 haben wir die wichtigsten Eigenschaften kennen gelernt, welche die erstarrten Protoplaste von den frischen, erst vor Kurzem isolirten unterscheiden, und wir wollen jetzt diese Kenntniss dazu verwenden, um die allmählige Zunahme dieser Eigenschaften zu studiren.

Ehe ich dazu übergehe, möchte ich aber noch hervorheben, dass auch während des Lebens bei zunehmendem Alter das Protoplasma, wenn auch oft sehr langsam und jedenfalls in viel geringerem Grade wie beim Tode an Beweglichkeit allmählig einbüsst. Es verhält sich mit dem Protoplasma in dieser Beziehung genau wie mit unserem eigenen Körper, der auch mit jedem Jahre merklich an Beweglichkeit verliert. Für die Pflanze beschrieb bereits Mohl in dem berühmten Aufsatze, in welchem er die Bedeutung des zähflüssigen Inhaltes der Pflanzenzellen für das Leben erkannte, und für diese lebende Substanz den Namen Protoplasma vorschlug[1]), das allmälige Festerwerden dieser Substanz in alternden Zellen[2]). Das historische Interesse, welches sich an diese bahnbrechenden Untersuchungen Mohl's knüpft, veranlasst mich, die fraglichen Beobachtungen hier statt vieler anderer mit seinen eigenen Worten zu gedenken.

Für die Zellen mit centralen Plasmaströmchen beschreibt er, dass, je älter die Zelle wird, desto mehr die Substanz der Strömchen zu erhärten scheint, so dass sie wenigstens in einzelnen Fällen ihre Flüssigkeit ganz verliert und die Strömchen zu festen Fäden werden. Am auffallendsten sah er diese Erscheinung im Fleische der Früchte von Rhamnus Frangula, in welchem einzelne Zellen liegen, welche weit grösser als die umliegenden Zellen sind und in welchen ein an Fäden befestigter Nucleus liegt. Diese Fäden besitzen eine so grosse Festigkeit, dass sie sich mit einem scharfen Messer quer durchschneiden lassen und in ihrer Lage bleiben. Aehnliche feste Fäden sah er in den grösseren Zellen des Fruchtparenchyms von Ribes nigrum; auch hier kann die obere und untere Seite der Zelle weggeschnitten werden, ohne dass die durch die Mitte derselben verlaufenden Fäden aus ihrer Lage gebracht werden.

Wenden wir uns nach dieser Abschweifung zu unserer eigentlichen Aufgabe, so fragt es sich zunächst, aus den früheren Angaben ein Mittel abzuleiten, um uns über die allmählige Zunahme der Todesstarre in den isolirten Vacuolenwänden zu belehren. Am meisten empfiehlt es sich für diesen Zweck, zu untersuchen, wie das Ver-

---

1) Hugo v. Mohl, Ueber die Saftbewegung im Innern der Zellen, Botan. Ztg. 1846, S. 73. Vergl. auch Bot. Ztg. 1844, S. 273.

2) l. c. 1846, S. 94.

mögen der contrahirten Saftblasen, um beim Verdünnen der äusseren Lösung sich auszudehnen, sichtbar zu platzen und zusammenzuschrumpfen, allmählig erlischt. Und da auch in diesem Punkte die isolirten Saftblasen sich nicht wesentlich anders verhalten als die ganzen Protoplaste, so halte ich es für zweckmässig, die fraglichen Veränderungen zunächst an letzteren und erst nachher an den ersteren zu studiren.

In meinen Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung (S. 61—66) habe ich berichtet, dass junge noch wachsende Sprosse, nachdem ihre Zellen durch einen zweistündigen Aufenthalt in der zehnprocentigen Salpeterlösung plasmolysirt waren, das Auswaschen des Salzes ohne Schaden ertragen und nachher ruhig weiter wachsen können. Nach längerem Aufenthalt aber ist das Aussüssen des Salzes dem Leben schädlich.

Aeltere Gewebe ertragen häufig weder die Einwirkung jener Salzlösung noch auch das Auswaschen schwächerer Lösungen. Auch scheint das rasche Eindringen des Salzes in mikroskopische Präparate gefährlicher zu sein als das langsamere in ganze, wenn auch dünne Sprosstheile.

Ich komme jetzt zu der Beschreibung einiger Versuche über den allmähligen Verlust des Vermögens, das Auswaschen ohne Schaden zu ertragen, welche ich mit mikroskopischen Präparaten angestellt habe. Zu diesen benutzte ich Schnitte aus der violetten Oberhaut erwachsener Blätter von Tradescantia discolor, welche gegen Verdünnung der plasmolysirenden Lösung sehr empfindlich sind. Schon bei schwacher Plasmolyse in 2 pCt. Salpeter ertrugen sie nach einer Stunde das Auswaschen mit Wasser nicht. Brachte ich sie aber nach jener Stunde erst in 1 pCt. KNO_3 und dann nach einer weiteren Stunde in Wasser, so verschwand die Plasmolyse vollständig und die Zellen blieben am Leben. Vier Tage später fand ich die Präparate noch ganz normal.

Hat man aber die Präparate statt einer Stunde einen ganzen Tag in 2 pCt. Salpeterlösung aufbewahrt, so ertragen sie jetzt den Transport in 1 pCt. KNO_3 und darauf in Wasser nicht mehr; in sämmtlichen Zellen findet man die Protoplaste gestorben und den Zellsaft entfärbt.

Andere Präparate wurden in einer Zuckerlösung von 10 pCt.

plasmolysirt. Nach einer Stunde, als die Contraction der Protoplaste sichtlich beendet war, wurden einzelne in Zuckerlösung von .5 pCt. gebracht, wo innerhalb einer weiteren Stunde die Plasmolyse in allen Zellen verschwand, ohne dass ihre Protoplaste starben. Jetzt in Wasser gebracht, erhielten sich die Präparate während zwei Tage und länger ohne merkliche Veränderung. Nach eintägigem Aufenthalt in der Lösung von 10 pCt. in derselben Weise behandelt, starben sehr zahlreiche Zellen am Rande der Präparate, die in der Mitte blieben aber am Leben. Nach zweitägigem Aufenthalt in der ursprünglichen Flüssigkeit in eine Lösung von 5 pCt. gebracht, dehnten sich die Protoplaste viel langsamer aus, nach einer Stunde war in keiner Zelle die Plasmolyse verschwunden, aber zahlreiche Zellen gestorben, wohl indem ihre Protoplaste geplatzt waren. Nach einer weiteren Stunde waren in derselben Lösung weitaus die meisten Zellen gestorben, nur in einem Präparate waren in der Mitte zahlreiche noch violette Zellen, theils ohne, theils mit geringfügiger Plasmolyse.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass bei normaler schwacher Plasmolyse in Salpeter und in Rohrzucker nach einer Stunde ein stufenweises Auswaschen ohne Schaden ertragen wird, dass dieses Vermögen aber bald abnimmt, und nach 1—2 Tagen verschwunden ist, obgleich die Protoplaste in den ursprünglichen Lösungen noch anscheinend lebendig sind. Wir dürfen daraus weiter folgern, dass die Protoplaste während des Aufenthalts in den künstlichen Lösungen allmählig starrer geworden sind, und somit, dass das Erstarren ein langsamer, den endlichen Tod allmählig vorbereitender Process ist.

Am Schlusse des ersten Abschnittes habe ich mitgetheilt, dass man durch verschiedene Gifte, wenn diese in sehr geringen Gaben angewandt werden, die Hautschicht und den Zellkern tödten kann, ohne gleichzeitig auch die Wand der Vacuole zu vernichten. Am bequemsten wendet man zu diesem Zweck verdünnte Säuren an, welche gleichzeitig, wie gelegentlich bemerkt wurde, und wie im nächsten Abschnitt ausführlich behandelt werden soll, die plasmolytisch contrahirten Saftblasen veranlassen, sich auszudehnen.

Durch die Anwendung von Säuren kann man also die Fähigkeit der Zellsaftblasen, für sich allein und nach dem Tode des äusseren Plasma sich auszudehnen, prüfen. Dabei erhält man ähnliche Re-

sultate wie mit den ganzen Protoplasten, wie aus den folgenden Versuchen hervorgeht. Ich benutzte Präparate, welche in KNO_3 von 4 pCt. plasmolysirt waren und in denen ich die Ausdehnung der Saftblasen durch eine ebenso starke Salpeterlösung, welche ausserdem noch 0,1 Aeq. Salpetersäure enthielt, ersetzte. Die Versuchsbedingungen waren also dieselben wie für den in Abschnitt III § 1 beschriebenen und auf Taf. XXIII, Fig. 1 A—D abgebildeten Versuch, es wurden aber nicht, wie dort, die Randzellen, sondern die in der Mitte der Präparate beobachtet. Die Resultate waren die folgenden: Nach einstündigem Aufenthalt in der neutralen Lösung dehnten sich die Saftblasen sämmtlicher Zellen in der sauren Mischung zu grossen, den Zellraum nahezu erfüllenden Kugeln aus, ohne dass auch nach zwei weiteren Stunden eine irgendwie merkliche Zahl gestorben wäre. Nach 1—2 tägigem Aufenhalt in der neutralen Flüssigkeit dehnten die Zellsaftblasen sich in der sauren Lösung zwar noch aus, aber nach zwei Stunden war bereits der grösste Theil unter ihnen geplatzt und gestorben. Das Vermögen, die Ausdehnung zu ertragen, hatte also beim längeren Aufenthalt in der anfänglichen Flüssigkeit bedeutend abgenommen, was, nach den früheren Ausführungen, eine allmählige Zunahme der Starre beweist.

Um auch das langsame Erstarren an solchen Vacuolen zu studiren, welche gleich anfangs durch den Tod der übrigen Theile von diesen getrennt waren, benutzte ich die in üblicher Weise isolirten und contrahirten Vacuolen der Spirogyra nitida.

Nach kurzer Einwirkung der Salzlösung von 10 pCt. pflegen sie sich in Wasser bedeutend auszudehnen und nach dem Platzen sich stark zu contrahiren (II, § 5). Nach mehrstündigem bis eintägigem Aufenhalt dehnen sie sich langsam und wenig oder auch gar nicht mehr aus, platzen zwar noch, aber schrumpfen auch nur wenig zusammen. Sieht man letzteres unter dem Mikroskop vor sich gehen, so erkennt man an der eigenthümlichen langsamen, häufig localisirten Contraction sofort den halbwegs erstarrten Zustand ihrer Wände. Je länger die Einwirkung der Salzlösung oder je empfindlicher die Zelle für sie war, um so schwächer treten die beschriebenen Erscheinungen beim Auswaschen des Salzes hervor, bis endlich die Saftblasen darauf gar nicht mehr sichtlich reagiren.

Bisher betrachteten wir das Verhalten der Wände der Vacuolen gegen das Auswaschen plasmolysirender Salzlösungen. Wir wollen jetzt dazu übergehen, die Erscheinungen zu prüfen, welche diese Organe in schwachen Rohrzuckerlösungen in Bezug auf das langsame Erstarren bieten.

Im vorletzten Paragraphen des nächsten Abschnittes (III, § 4) werde ich zeigen, dass in Rohrzuckerlösungen von nur wenig grösserer osmotischer Kraft, wie der Zellsaft (z. B. 10 pCt.), die Plasmolyse zwar anfangs einen constanten Grad erreicht, dass aber nach einigen Tagen, wenn die Hautschichten und Kerne gestorben sind, die Wände der Vacuolen anfangen, sich stetig und langsam weiter zu contrahiren, ohne dabei zunächst für Farbstoffe wegsam zu werden. Und wenn endlich letztere Veränderung eintritt, so geschieht auch dieses langsam, und dauert es häufig mehrere Tage vom Anfange bis zum Ende des sichtbaren Erblassens einer einzelnen Zellsaftblase (vergl. Abschnitt III, § 2). In dieser Periode erstarren nun auch jene Wände langsam. Aus vielen Versuchen wähle ich den folgenden zu einer ausführlichen Beschreibung aus.

Präparate der violetten Blattoberhaut unserer Tradescantia wurden in einer Rohrzuckerlösung von 10,26 pCt. (isotonisch mit 2 pCt. Salpeter) gebracht. Bald trat in allen Zellen Plasmolyse ein, und nach etwa einem Tage waren sämmtliche Protoplaste zu grossen, die Zellen nahezu erfüllenden Kugeln abgerundet. Zahlreiche Präparate befanden sich in einem etwa 10 CC der Lösung enthaltenden engen Cylindergläschen und verweilten hier mehrere Tage. Am vierten und fünften Tage wurden die zu beschreibenden Beobachtungen gemacht, am siebenten waren nur noch hier und da Gruppen von contrahirten Saftblasen am Leben, am neunten waren auch diese gestorben.

Am vierten und fünften Tag zeigten die Präparate eine ausserordentliche Variation in dem Grade der Plasmolyse und des Erstarrens und Erblassens ihrer Zellen, da das langsame Sterben in den einzelnen Zellen mit sehr verschiedener Geschwindigkeit stattfand. Zahlreiche Protoplaste waren noch völlig lebendig, wie zumal an den Kernen zu sehen war; sie bildeten ebenso grosse Kugeln wie am zweiten Tage. Daneben lagen andere, gleich grosse Kugeln, mit todten Kernen und Hautschichten, aber glatt gespannten Vacuolen-

Wänden. In noch anderen Zellen waren die Kugeln schon etwas kleiner geworden, ihre Oberfläche war mehr oder weniger unregelmässig und faltig, ihr Inhalt noch dunkel violett gefärbt, wie solches auf Taf. XXIII in Fig. 5 B dargestellt ist. Viel zahlreicher als diese waren die Zellen, deren Vacuolen schon bis auf etwa die Hälfte der ursprünglichen Grösse geschwunden und von einer runzeligen und geschrumpften Wand umgeben waren, wie in den soeben beschriebenen Zellen, deren Farbe aber mehr oder weniger erblasst war. Die zahlreichen Stufen des Erblassens und der Umstand, dass in der Nuance der Farbe jeder einzelnen Vacuole auch bei längerer Beobachtung keine Veränderung gesehen wurde, weist auf ein sehr langsames Schwinden der Farbe (vergl. Abschnitt III, § 2). Endlich waren mehrere Vacuolen in diesen Präparaten völlig entfärbt.

Diese Zustände stellen die verschiedenen Stadien vor, welche die einzelnen Zellsaftblasen während ihres langsamen Todes in dieser Lösung durchlaufen. Anfangs kugelig contrahirt, werden sie nach einigen Tagen durch den Tod der äusseren Plasmatheile isolirt und fangen dann an, langsam sich weiter zu contrahiren, wobei sie aber nicht glatt bleiben, sondern eine runzelige Oberfläche erhalten. Früher oder später fangen sie nun auch an, den Farbstoff des Zellsafts durchzulassen; die Farbe der Vacuole wird somit blasser, bis sie schliesslich oft erst nach mehreren Tagen völlig farblos geworden sind.

Um nun das Erstarren der Vacuolenwände während dieses langsamen Sterbens zu studiren brauchte ich nur die Zuckerlösung mit Wasser auszusüssen und dabei das Verhalten der verschiedenen Zellen zu beobachten. Dass sich die in den verschiedenen Stadien befindlichen Saftblasen dabei verschieden verhielten, ist wohl selbstverständlich; im Einzelnen beobachtete ich aber Folgendes: Unter den grössten Kugeln gab es mehrere, welche rasch und erheblich anschwollen, darauf platzten, ihren Inhalt ausstiessen, und stark zusammenschrumpften. Eine andere ebenso grosse Kugel sah ich etwa in einer Stunde langsam verblassen, ohne zunächst ihre Form zu ändern. Nach dieser Zeit war ihre Oberfläche noch glatt und wie gespannt. Jetzt platzte sie und fiel unter tiefer Faltenbildung zusammen. Diesen langsamen Verlust der Farbe ohne Formänderung sah ich an einer Reihe solcher Kugeln.

Anders verhielten sich die kleineren Vacuolen mit faltiger Oberfläche, wie z. B. die in Taf. XXIII in Fig. 5 B dargestellte. Sie dehnten sich nicht aus und bekamen keine sichtbaren Risse, aber verloren dennoch ihren Farbstoff ziemlich rasch, häufig in 5—15 Minuten. Auch nachher schrumpften sie nicht zusammen, sie waren also bereits in hohem Grade erstarrt. Der rasche Verlust des Farbstoffes scheint aber auf das Entstehen kleiner Risse hinzudeuten, da ja sonst, wie bereits bemerkt, das Verblassen Stunden und Tage lang zu dauern pflegt.

Die runzeligen Vacuolenwände waren also merklich starrer als diejenigen, welche noch eine glatte Oberfläche besassen. Aber auch das Faltig- und Runzeligwerden selbst muss auf ein theilweises Erstarren beruhen, da wir wissen, dass frische Saftblasen unserer Pflanze in zehnprocentiger Salpeterlösung in kurzer Zeit weit stärker contrahirt als in den erwähnten Zellen, dennoch eine glatte Oberfläche besitzen.

Auf ein theilweises Erstarren der runzelig gewordenen Saftblasen deutet auch eine weitere, in demselben Versuche beobachtete Erscheinung. In den Zellen, welche während fünf Tage in der Zuckerlösung verweilt hatten, und welche in dieser unter das Mikroskop gebracht waren, sah ich ohne Verdünnung der Lösung bisweilen eigenthümliche blasenförmige Ausstülpungen auf den stark contrahirten Vacuolen. Drei dieser Zellen habe ich auf Taf. XXIII in Fig. 5 A, B und C abgebildet.

Ihre Vacuolen waren bis auf weniger als die Hälfte des Zelllumens zusammengeschrumpft, ihr Zellsaft hatte an Intensität der Farbe noch nicht sichtbar verloren. Die Oberfläche war faltig und runzelig, die Form mehr oder weniger elliptisch oder unregelmässig. Zerstreut über diese Oberfläche sah ich nun kleine mit dem violetten Zellsaft gefüllte Blasen, welche in einigen Zellen wenig zahlreich waren (Fig. 5 A und B), in anderen aber der Blase im optischen Durchschnitt in grösserer Zahl allseitig aufsassen. Ihre Grösse sowie ihre Gestalt waren ebenfalls verschieden; letztere wechselte aber meist zwischen der einer halben und der einer ganzen Kugel ab (Fig. 1 C). Die Entstehung dieser Ausstülpungen scheint darauf hinzudeuten, dass das Erstarren an einzelnen Stellen langsamer vor

sich ging als an anderen, denn in diesem Fall müssen erstere bei der stetigen Contration des Ganzen leicht hervorgetrieben werden.

Aehnliche Ausstülpungen beobachtete ich auch bei derselben Art in einer gleich starken Zuckerlösung, in der ich das Sterben durch einen bedeutenden Gehalt an Salpetersäure (0,5 Aeq.) beschleunigt hatte.

Ich möchte hier noch bemerken, dass man an Protoplasten, deren Hautschicht gestorben, deren Vacuolenwand aber noch völlig glatt und gespannt ist, bisweilen Einschürungen, und also zwischen diesen mehr oder weniger hervorragende Partien sieht. Die Ursache dieser auf Taf. XXIII in Fig. 5 D und E bei a abgebildeten Einschnürungen muss wohl in dem Zerreissen der Hautschicht zu Bändern und Fäden gesucht werden, denn man sieht diese gewöhnlich deutlich an ihren tiefsten Stellen. Dieselbe Ursache kann aber die oben beschriebenen Ausstülpungen nicht bedingen, da diese erst entstehen, nachdem die Hautschicht schon einige Tage vorher gestorben war und die Wand der Vacuole sich in dieser Zeit sehr bedeutend contrahirt hatte.

Uebersicht der Resultate.

Als Hauptresultat der in diesem Abschnitte mitgetheilten Versuche und Erörterungen betrachte ich den Satz, dass die Wand der Vacuolen mit den übrigen Theilen der Protoplaste, und namentlich mit der Hautschicht, in ihren wichtigsten Eigenschaften derart übereinstimmt, dass sie als ein eigenes, den übrigen gleichwerthiges Organ angesehen werden muss.

Die Punkte, in denen diese Uebereinstimmung stattfindet, beziehen sich theils auf normale physiologische Funktionen, theils auf das Verhalten gegenüber plasmolytischen und anderen Reagentien.

In ersterer Beziehung zeigt die Wand der Vacuole namentlich zu der Hautschicht eine grosse Verwandtschaft, und die wichtigsten Erscheinungen, aus denen diese hervorgeht, sind ohne Zweifel die folgenden:

1. Beide sind gegen gelöste Stoffe in nicht oder kaum nachnachweisbarem Grade permeabel[1]), und schützen dadurch die von ihnen eingeschlossenen Theile des Protoplasten in sehr wirksamer Weise gegen schädliche Einflüsse.
2. Beide scheiden auf ihrer freien Oberfläche bestimmte Stoffe ab, sei es, dass diese im festen Zustande abgelagert werden, wie das Hauptprodukt der Hautschicht, die Cellulose, oder im flüssigen Zustande frei werden, wie z. B. die im Zellsaft angehäuften organischen Säuren.
3. Beide fungiren in bestimmten Fällen (Plasmodien, centrale Circulationsbewegung) als autonomes Bewegungsorgan (II, § 2).

Aus dem Verhalten der Wand der Vacuole gegenüber plasmolytischen Reagentien hebe ich die folgenden Punkte als diejenigen hervor, welche ihre Analogie mit den übrigen Organen der Protoplaste am deutlichsten ans Licht treten lassen.

Nach dem Tode des äusseren Protoplasma contrahirt sich jene Wand unter der Wirkung starker wasserentziehender Mittel im Allgemeinen in derselben Weise, wie es unter ähnlichen Umständen die ganzen noch lebenden Protoplaste zu thun pflegen. Sie bleiben, auch bei sehr bedeutender Abnahme ihrer Oberfläche, völlig glatt und gespannt und werfen keine Falten. Es geht daraus hervor, dass sie im normalen Verbande elastisch gedehnt waren; sie ziehen sich zusammen, wenn die dehnende Kraft, die osmotische Wirkung des Zellsaftes, zu wirken aufhört. Ueberlässt man die stark contrahirten Zellsaftblasen während mehrerer Stunden sich selber und waren sie anfangs stellenweise an die Zellhaut festgeklebt und also von etwas gezerrter Form (z. B. Tradescantia), oder waren sie durch die umgebenden todten Theile des Plasma örtlich geknellt (z. B. Spirogyra), so pflegen sie sich allmählig abzurunden und im letzteren Falle sich aus ihren Bändern herauszuschieben. Allseitig frei geworden, nehmen sie Kugelform an. Durch nicht zu starke Erwärmung konnte ich häufig diese Erscheinungen wesentlich beschleunigen. In allen diesen Hinsichten verhalten sich die isolirten Wände der Vacuolen genau wie die Hautschicht völlig gesunder Protoplaste unter ähnlichen Bedingungen.

---

1) Vergleiche hierüber die Einleitung zum nächsten Abschnitt.

Dieselbe Uebereinstimmung finden wir in dem Vermögen, sich nach starker Plasmolyse, beim Verdünnen des plasmolytischen Reagens, wieder auszudehnen, ohne dabei zu sterben; auch erlischt in beiden Fällen dieses Vermögen im plasmolytischen Zustande sehr bald. Die Wände der Vacuolen können überdies, ohne Verdünnung des Reagens, durch Zusatz von Säuren zu einer ähnlichen Ausdehnung veranlasst werden, was, wenigstens bis jetzt, für die Hautschicht nicht bekannt ist.

Es gelang mir, die lebendigen Vacuolen durch ganz kleine Oeffnungen ihrer erstarrten Umhüllung hinauszupressen (Spirogyra), sie verhielten sich dabei ähnlich wie z. B. Schwärmsporen, welche durch eine kleine Oeffnung in der Haut der Mutterzelle entschlüpfen.

Enlich sei noch daran erinnert, dass genau wie die Hautschicht bei der Plasmolyse häufig in ihrer Mitte an einer oder mehreren Stellen eingeschnürt und zu feinen Röhren und Fäden ausgezogen wird, nach deren Zerbrechen die Theilkörper sich mit völlig glatter Oberfläche abrunden, dieselben Erscheinungen auch an den isolirten Vacuolen beobachtet werden.

Die Erscheinungen der Plasmolyse lehren also, dass die Wand der Vacuole, auch nach dem Isoliren, wenigstens in den ersten Momenten nach dieser Operation, dieselbe Beweglichkeit, dieselbe Dehnbarkeit und Elasticität und endlich dasselbe Vermögen der Theilung und der Abrundung der getrennten Hälften besitzt, welche in so hohem Maasse für die lebende Hautschicht charakteristisch sind.

Ferner sterben die Vacuolenwandungen im Allgemeinen durch dieselben Ursachen wie die übrigen Theile der Protoplaste, wenn auch ihre Resistenz durchweg eine etwas grössere ist. Auch die obere Temperaturgrenze ihres Lebens weicht nicht wesentlich von der der übrigen Organe der Protoplaste ab. Reagentien, welche das ganze Protoplasma momentan tödten, ohne ihm zu erlauben, sich auch nur in geringem Maasse zu contrahiren, fixiren im Allgemeinen auch die Wand der Vacuole in derselben Weise. Wendet man dieselben Reagentien in sehr starker Verdünnung an, so tödten sie die Wand der Vacuole nur allmählig und gestatten ihr dadurch häufig, zu platzen und zusammenzuschrumpfen.

Langsam sterbende Protoplaste erstarren allmählig und verlieren

dabei, wenn sie anfangs plasmolytisch contrahirt waren, das Vermögen, sich nachher wieder auszudehnen. Dasselbe gilt von der isolirten Vacuolenwandung, deren langsames Erstarren oft Tage lang dauert.

Auch nach dem Tode bekunden diese Wände noch in mehreren Punkten ihre Uebereinstimmung mit der Hautschicht. Beide sind, falls sie ohne Contraction erstarrt sind, im Allgemeinen hyalin und verhalten sich oft ziemlich indifferent gegenüber Färbemitteln.

III.

Ueber die Permeabilität[1]) der Vacuolenwandung.

Einleitung.

Eine der wichtigsten Eigenschaften der Vacuolenwandung ist ohne Zweifel der bedeutende Widerstand, den sie dem Durchgang gelöster Stoffe auf dem Wege der Diffusion entgegensetzt.

Für die Farbstoffe des Zellsaftes ist diese Eigenschaft durch Nägeli's schöne Untersuchungen Jedem bekannt. Sie ist ferner in allen denjenigen Fällen unverkennbar, wo im Zellsaft Stoffe angehäuft sind, welche dem Leben des Protoplasma schädlich sind. Denn dass solche ohne Störung dieses Lebens im Zellsaft in oft bedeutender Menge enthalten sind, beweist ohne Weiteres, dass sie aus diesem nicht entweichen können. Es gilt dieses von den verschiedenartigsten im

---

1) Wo hier und sonst in diesem Aufsatz von Permeabilität oder Impermeabilität der Protoplaste oder Vacuolenwände die Rede ist, beziehen sich diese Bezeichnungen auf mikroskopisch-nachweisbare Eigenschaften. Impermeabilität bedeutet also einen auf diesem Wege nicht nachweisbaren Grad von Permeabilität. Ueber die Art der Aufnahme der Nährstoffe seitens der Protoplaste wissen wir so gut wie Nichts. Dass die Anhäufung mancher Stoffe im Zellsaft nicht, wie man bisher annahm, auf Diffusion beruht, geht ohne Weiteres daraus hervor, dass sie gar häufig aus einer verdünnteren zu einer concentrirteren Lösung übergehen. Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft fordert dabei Kraftaufwand, und dieser kann nur durch die Lebensthätigkeit des Protoplasma geboten werden. Ich behalte mir vor, auf diesen Punkt in einem anderen Aufsatz zurückzukommen.

Zellsaft gelösten Pflanzengiften, von den Pflanzensäuren u. s. w. Wählen wir als Beispiel die letzteren. Nach der herrschenden Ansicht besitzt lebendes Protoplasma im Allgemeinen eine neutrale oder sogar eine schwach alkalische Reaction; der Zellsaft reagirt aber sauer; die Wand der Vacuole muss also für die Säure impermeabel sein. Stärkere Säuren vernichten den Chlorophyllfarbstoff, indem sie ihn in eine bräunlich-gelbe Substanz verwandeln; manche Zellsäfte besitzen aber eine hinreichende Menge Säure, um dieses sofort zu bewirken, wenn die Säure nur die Chlorophyllkörper erreichen kann. Man braucht nur ihre Blätter in kochendes Wasser zu tauchen und dadurch ihre Zellen zu tödten, um augenblicklich den genannten Farbenwechsel eintreten zu sehen (z. B. Begonia). Im lebenden Zustande verhindert also hier die Wand der Vacuole den Zutritt des sauren Zellsaftes zu den übrigen Theilen der Protoplaste. Die Säure in den Zellsäften von verschiedenen Arten der Gattung Begonia ist Oxalsäure, welche zum Theil frei, zum Theil als saures oxalsaures Kalium darin vorkommt; die Acidität des Saftes ist häufig eine äusserst erhebliche, indem sie nicht selten 0,1 Aeq., also die Stärke der üblichen Titrirflüssigkeiten, übertrifft. Es darf offenbar auch nicht ein relativ kleiner Theil dieses im Zellaufgespeicherten Vorrathes sich im Protoplasma verbreiten; es muss die Wand der Vacuole also für diesen so sehr diffusiblen Körper in sehr hohem Grade impermeabel sein.

Die im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuche haben bewiesen, dass die Wand der Vacuolen, von dem Augenblicke, wo sie durch den Tod des übrigen Protoplasma isolirt wird, allmählig gegewisse Veränderungen erleidet. Sie verliert langsam und stufenweise die Eigenschaften, welche für sie im lebenskräftigen Zustand, im normalen Verbande charakteristisch waren, um schliesslich continuirlich in den völlig erstarrten Zustand überzugehen. Die isolirten Vacuolen bilden also kein sehr geeignetes Material, um Versuche über die Impermeabilität der normalen Vacuolenwand für gelöste Stoffe anzustellen. Dennoch werden wir in § 2 einen Versuch beschreiben, aus welchem hervorgeht, dass wenigstens bei der Prüfung mit den bis jetzt verfügbaren Mitteln diese Wände sich nach dem Tode des übrigen Plasma anfangs selbst für sehr leicht diffusible Salze impermeabel verhalten.

Dagegen liefern die isolirten Vacuolen ein ausgezeichnetes Material für die experimentelle Behandlung einer Frage, welche bis jetzt mit den unversehrten Protoplasten nicht in Angriff genommen werden konnte. Nach der herrschenden Ansicht ist der lebendige Schlauch (der ganze, wandständige Protoplast) für gelöste Stoffe impermeabel, während er solche im todten Zustande leicht durch sich hindurchgehen lässt. Welche die Ursache des Widerstandmangels im letzteren Falle ist, weiss man nicht. Die bisherigen Erfahrungen lassen es unentschieden, ob die Erscheinung auf das Entstehen von Rissen oder auf eine molekulare Veränderung der Grundsubstanz selbst beruht. Die Risse können ja, z. B. in momentan erstarrten (isolirten) Protoplasten, äusserst zahlreich und dagegen so fein sein, dass sie sich der mikroskopischen Beobachtung entziehen, was zumal dort, wo das Protoplasma reich an Körnern ist, äusserst leicht der Fall sein könnte. Und da der Schlauch jetzt starr ist und somit eine plasmolytische Contraction durch wasserentziehende Mittel nicht mehr erfahren kann, so ist es nicht möglich, durch osmotische Versuche sich von dem Vorhandensein oder dem Fehlen von Rissen zu überzeugen. Dazu kommt noch, dass die Erfahrungen und Ausführungen des § 5 des vorigen Abschnittes uns gelehrt haben, dass die Entstehung von Rissen im Schlauche wie in den isolirten Vacuolenwänden beim langsamen Tode eine ganz gewöhnliche Erscheinung ist.

Wir wissen also nicht, ob die molecularen Veränderungen, welche die lebende Substanz beim Tode erleidet, eine Zunahme der Permeabilität bedingen. Nur das Aufspeichern von Farbstoffen nach dem Tode liesse darauf schliessen, doch ist dieses keineswegs eine allgemeine Erscheinung (vergl. Abschnitt II, § 3).

Wir wissen ebenso wenig, ob die Permeabilität, falls sie in einer molecularen Veränderung der Substanz selbst ihre Ursache hat, beim Sterben nothwendigerweise plötzlich eintritt, oder ob sie beim langsamen Tode auch selbst sich langsam entwickeln, also langsam zunehmen kann.

Der allmählige Uebergang der Vacuolenwände aus dem lebenden in den todten Zustand, wie wir ihn im vorigen Abschnitt geschildert haben, bietet nun ein vortreffliches Mittel, um diesen Fragen auf experimentellem Wege näher zu treten. Denn durch einfache osmotische Versuche lässt sich hier feststellen, ob diese Organe langsam

oder plötzlich für gelöste Stoffe permeabel werden. Und damit ist gleichzeitig ein Mittel gegeben, um zu entscheiden, ob das Zunehmen der Permeabilität durch die Entstehung von Rissen oder durch eine moleculare Veränderung verursacht wird. Wäre ersteres der Fall, so würde die Permeabilität plötzlich und für Stoffe von verschiedener Diffusionsfähigkeit gleichzeitig eintreten und sie würde von einem völligen Verluste der osmotischen Spannung begleitet sein. Meine Versuche werden aber lehren, dass die Permeabilität nur langsam eintritt und die Wand zuerst nur für leicht diffundirende und erst viel später für schwerer diffundirende Körper, zu allerletzt für Farbstoffe wegsam macht und dass ganz bedeutende Mengen von Salzen und Säuren durch die Wand in den Zellsaft übergeführt werden können, ohne dass gleichzeitig ihre osmotische Spannung erlischt. Ja die Veränderungen der osmotischen Spannung werden uns gerade das beste Mittel zum Nachweise der allmähligen Zunahme der Permeabilität abgeben.

Ein solches langsames Zunehmen der Permeabilität nach dem Isoliren der Vacuolenwände bildet auch eine wichtige Stütze für den Satz, dass im normalen Verbande ihre Permeabilität jedenfalls eine äusserst geringe war.

Die obigen Betrachtungen veranlassen mich, die Erscheinung der allmähligen Zunahme der Permeabilität der isolirten Vacuolenwandung in diesem Abschnitte einem eingehenden Studium zu unterwerfen. Ich hatte mit diesem Studium aber auch noch einen anderen Zweck, wie bereits in der Einleitung zum ersten Abschnitt kurz bemerkt wurde[1]). Denn bei der Ermittelung der isotonischen Coëfficienten und bei der Analyse der Turgorkraft kam es mir darauf an, die Erscheinungen jeder Art von abnormaler Plasmolyse genau zu kennen, um dadurch eine der gefährlichsten Fehlerquellen bei jenen quantitativen Versuchen stets mit voller Sicherheit vermeiden zu können. Die zunehmende Permeabilität der Vacuolenwände ist aber fast stets Ursache abnormaler plasmolytischer Erscheinungen, wie man im Folgenden vielfach sehen wird.

Dementsprechend wurden die jetzt zu beschreibenden Versuche,

---

1) Vergl. S. 468.

mit wenigen Ausnahmen, vor meiner Untersuchung über die Analyse der Turgorkraft[1]) angestellt, und dasselbe gilt von den im Anhang mitgetheilten Versuchsreihen.

Im nächsten Paragraphen werde ich die Methode zur Beurtheilung der Permeabilität der Vacuolenwände für leicht diffusible Salze beschreiben und an einem Beispiele illustriren. Ich wähle dazu einen Fall, wo die Permeabilität durch die Wirkung eines Giftes (einer Säure) künstlich erhöht wurde, um durch ein klares, positives Resultat die Methode bequem erörtern zu können.

Die beiden folgenden Paragraphen behandeln die allmählige Zunahme der Permeabilität der isolirten Vacuolenwände, wie sie theils auf die Dauer von selbst eintritt (§ 2) oder durch Gifte beschleunigt werden kann (§ 3).

In § 4 bespreche ich dann die eigenthümlichen Folgen, welche diese Zunahme in plasmolytischen Reagentien von geringem Diffusionsvermögen und namentlich in Zuckerlösungen bedingt, um endlich in § 5 die Ergebnisse dieses und des hervorgehenden Abschnittes anzuwenden zur Begründung einer verbesserten Methode, um im Zellsaft gelöste Stoffe mikrochemisch nachzuweisen.

§ 1. Die Beurtheilung der Permeabilität des Protoplasma nach der plasmolytischen Methode.

Wo das Protoplasma einen dünnen wandständigen vom Zellsaft erfüllten Schlauch bildet, beruhen die Erscheinungen der Plasmolyse so gut wie ausschliesslich auf Veränderungen in der Gleichgewichtslage zwischen der osmotischen Kraft des Zellsaftes und der wasserentziehenden Wirkung der umgebenden Lösung. Die Veränderungen des Wassergehaltes im Protoplasma können dabei, wenigstens bei dem jetzigen Zustand unserer Erfahrungen, ausser Acht gelassen werden und auch die elastische Spannung des Schlauches kann auf unsere Betrachtungen über jene Gleichgewichtslage noch keinen merklichen Einfluss ausüben. Es handelt sich zunächst nur um die Vergleichung der osmotischen Kräfte der inneren und äusseren

1) Diese Jahrbücher Bd. XIV, S. 427.

Flüssigkeit, und so lange es gewiss ist, dass das Protoplasma nur Wasser, aber keine der darin gelösten Stoffe in merklicher Menge durchlässt, kann man aus dem bekannten Werth der einen, auf die Grösse der anderen Kraft schliessen. Die Ermittelung der isotonischen Coëfficienten und die Bestimmung der absoluten Grösse der Turgorkraft der Zellsäfte beruht bekanntlich auf diesem Prinzip.

Sobald aber das wandständige Protoplasma durch irgend eine Ursache seine Impermeabilität verliert, oder es auch nur fraglich wird, ob solches vielleicht der Fall ist, tritt die Durchlässigkeit des Schlauches als unbekannter Faktor in die Gleichung ein, und eine einfache Schlussfolgerung aus der osmotischen Kraft der einen Lösung auf die Grösse der gleichnamigen Kraft der anderen ist nun nicht mehr gestattet. Dagegen können wir nun aber die Vergleichung der Erscheinungen, welche der gesunde und der krankhafte Schlauch in aus demselben Gewebe stammenden Zellen unter dem Einfluss derselben künstlichen Lösung darbieten, dazu verwerthen, um uns über dessen Fähigkeit, gelöste Stoffe durch sich hindurchgehen zu lassen, ein Urtheil zu bilden.

Auf drei verschiedenen Wegen lässt sich nach diesem Prinzip die plasmolytische Methode zur Beurtheilung der Diffusionseigenschaften des Protoplasma benutzen. Den einfachsten dieser Wege wollen wir in diesem und den beiden nächsten Paragraphen behandeln, die Betretung der beiden anderen uns aber auf den vierten Paragraphen dieses Abschnittes und auf den Anhang versparen.

Jener erste Weg besteht der Hauptsache nach darin, dass man das Protoplasma in irgend einer an sich unschädlichen Lösung zur Contraction bringt, und nun, nachdem der Gleichgewichtszustand eingetreten ist, dasselbe jenen Einflüssen aussetzt, von denen man erfahren will, ob sie seine Permeabilität erhöhen. Und zwar habe ich die Frage hier so zugespitzt, dass es sich darum handelt, zu entscheiden, ob der Schlauch das in jedem einzelnen Versuch gerade angewandte plasmolytische Reagens durchgehen und also in den Zellsaft übertreten lassen wird oder nicht.

Handelt es sich um Säuren oder Basen, so bieten Zellen mit gefärbtem Zellsaft ein einfaches Mittel, den Durchgang dieser Körper nachzuweisen, da erstere ihren Saft im Allgemeinen roth, die letzteren ihn aber blau färben. Ein hübsches Beispiel dazu liefern die

violetten Oberhautzellen von Tradescantia discolor. Da aber bekanntlich bereits sehr geringe Mengen von Säure und Basis den Farbenübergang bewirken, grössere Mengen aber durch die Farbe nicht weiter angewiesen werden, so beschränkt sich diese Methode auf den Nachweis des Ueberganges sehr geringer Substanzmengen dieser an sich giftigen Verbindungen und eignet sie sich also für ein eingehenderes Studium nicht.

Ich habe daher statt des Farbenwechsels ein anderes Merkmal zur Beurtheilung der fraglichen Eigenschaft benutzt, welches es gestattete, den Durchgang auch von neutralen Verbindungen und in viel grösseren Mengen nachzuweisen. Es war dieses das Eintreten oder Ausbleiben einer nachträglichen Ausdehnung der Protoplaste nach der Plasmolyse innerhalb derselben Lösung und somit ohne eine Verdünnung dieser letzteren. Diese Methode lässt sich zur Beurtheilung der Wirkung der verschiedensten Gifte auf die Permeabilität benutzen, als Gifte habe ich aber vorwiegend Säuren angewandt. Es ist diese Methode dieselbe, der ich mich bereits vor vielen Jahren bedient habe, um die Durchlässigkeit lebender Protoplaste für gelöste Stoffe zu prüfen. Dazu wandte ich damals das Prinzip an, dass in Zellen, welche durch künstliche Lösungen plasmolytisch gemacht worden sind, dieser Zustand innerhalb der betreffenden Lösungen nur dann rückgängig werden kann, wenn die gelösten Stoffe durch den Protoplasten hindurch in den Zellsaft dringen [1]). Dementsprechend trat in meinen damaligen Versuchen mit neutralen Lösungen durchaus keine nachträgliche Ausdehnung der plasmolysirten Protoplaste ein, da solche Lösungen in kurzen Zeiten nicht in merklicher Menge durch das lebendige Protoplasma hindurchgehen. Als ich aber diese Versuche mit einer stark sauren Flüssigkeit wiederholte, erhielt ich ein ganz anderes Resultat [2]). Es dienten dazu die rothen Zellen, welche in der Nachbarschaft der Schuppen in den Blattstielen von Begonia manicata gefunden werden, sowie die gefärbten Oberhautzellen des Blüthenstieles von Cypripedium insigne. Als ich auf diese Zellen eine starke Schwefelsäurelösung einwirken liess, wurden sie in wenigen Minuten

1) Archives Néerl. VI, 1871, p. 117. Vgl. auch Pfeffer, Physiologie I, S. 43.
2) Archives Néerlandaises VI, S. 281.

in hohem Grade plasmolysirt. Bald darauf fingen die Protoplaste an sich auszudehnen; sie erreichten aber die ursprüngliche Grösse nicht wieder, da sie während dieser Vergrösserung unter der Einwirkung der Säure starben. Offenbar war ein Theil der Säure in den Zellsaft übergetreten, und hatte dadurch dessen osmotische Kraft erhöht und ihm somit das Vermögen ertheilt, sich in derselben Flüssigkeit zu vergrössern, welche ihm noch vor wenigen Minuten Wasser entzogen hatte. Der Uebergang von Säure in den Zellsaft war übrigens auch an der Veränderung des Farbentones direct wahrnehmbar.

Es geht aus diesen Versuchen klar hervor, dass die Erscheinung in einer giftigen Lösung eine ganz andere ist, als wie in einer unschädlichen, und dass die nachträgliche Ausdehnung eines plasmolysirten Protoplasten, ohne Verdünnung der äusseren Flüssigkeit, den Beweis liefert, dass wenigstens ein Theil des angewandten Reagens in die Vacuole übergetreten ist.

Hierauf beruht nun meine Methode, um die Zunahme der Permeabilität der Vacuolenwände nach dem Tode des übrigen Protoplasma nachzuweisen. Ich werde sie zunächst an einem Beispiel erläutern und wähle dazu den auf Taf. XXIII, Fig. 1 A—D abgebildeten Fall. Es fragte sich, zu entscheiden, ob Salpetersäure das Protoplasma für Kalisalpeter merklich permeabel macht.

Als Material benutzte ich die Zellen der unterseitigen Oberhaut der Blätter von Tradescantia discolor, und brachte die Präparate in eine Salpeterlösung von 4 pCt. in einem etwa 10 CC. dieser Flüssigkeit enthaltenden Cylinderglase. Nach etwa einer Stunde waren darin sämmtliche Zellen so stark plasmolysirt, dass das Protoplasma mit den violetten Vacuolen auf weniger als die Hälfte des Zellraumes reducirt war. Hautschicht und Kern waren noch lebendig, und in einigen Schnitten, welche ich zur Controle mehrere Stunden in der Flüssigkeit verweilen liess, änderte sich der Grad der Plasmolyse nicht merklich. Nach jener ersten Stunde brachte ich ein Präparat unter Deckglas unter das Mikroskop und wählte an seinem Rande die in Fig. 1 A auf Taf. XXIII abgebildete Zelle zu dem Versuch aus. Der Protoplast nimmt den oberen, die eingedrungene Salpeterlösung den unteren Theil des Zellraumes in der Figur ein. Als die Zeichnung fertig war, liess ich unter dem Deckglas eine gleich starke

Salpeterlösung (4 pCt.), welche ausserdem noch 0,1 Aeq. Salpetersäure enthielt, zufliessen, und beförderte das Eindringen mittelst Fliesspapier in der üblichen Weise. Es geschah dieses, als die Zelle im Ganzen $1^1/_2$ Stunden in der neutralen Lösung gelegen hatte. Sobald die Säure eindrang, sah ich die Farbe des Zellsaftes sich in Roth verwandeln und den Kern trübe werden und zusammenschrumpfen. Das äussere Protoplasma war somit gestorben, die Wand der Vacuole liess den rothen Farbstoff aber nicht entweichen. Fast zu gleicher Zeit fing die Vacuole an, anzuschwellen, die vorher schwach concave Grenzlinie zwischen ihr und der eingedrungenen Lösung wurde erst gerade, dann convex, und nach vier Minuten war der in Fig. 1 B dargestellte Zustand erreicht. Unter meinen Augen dehnte sich die Vacuole nun weiter aus; ihre Grösse nach 6, 7, 11 und 18 Minuten ist durch punktirte Linien angegeben. Inzwischen platzten in den umliegenden Zellen die sich dort gleichfalls ausdehnenden Blasen und entliessen dadurch ihren Farbstoff, der nun vom Zellkern unserer Zelle aufgespeichert wurde (Fig. 1 C). Nach 20 Minuten war die in Fig. 1 C abgebildete Grösse der Vacuole erreicht, ihre Wand war jetzt noch völlig glatt und gespannt und liess keinen Farbstoff durch; der von ihr nicht erfüllte Raum der Zelle war völlig farblos. Darauf platzte die Blase, stiess ihren Inhalt aus und schrumpfte stark zusammen, nach fünf Minuten war aller Farbstoff, mit Ausnahme des im Kern angehäuften, verschwunden und der in Fig. 1 D dargestellte Zustand eingetreten.

Wenden wir uns jetzt zu einer Prüfung der Beweiskraft dieses Versuches, so ist in erster Linie hervorzuheben, dass die osmotische Kraft der äusseren Lösung nicht vermindert, im Gegentheil durch den Zusatz der Säure etwas grösser geworden war. Wenn nun dessen ungeachtet der durch die Säure veränderte Schlauch sich in verhältnissmässig kurzer Zeit ganz bedeutend ausdehnte, so kann dieses offenbar nur darauf beruhen, dass die osmotische Kraft des Zellsaftes entsprechend zugenommen hatte. Dieses kann aber nur dadurch bewirkt werden, dass ein Theil der Säure und des Salzes durch die Wand der Vacuole hin diffundirte, und zwar ein so grosser Theil, dass nun die Summe der osmotischen Kräfte der eingedrungenen Stoffe und der ursprünglichen Verbindungen des Zellsaftes grösser wurde als die osmotische Kraft der äusseren Lösung.

Ein Uebergang der Säure allein könnte dieses nicht bewirken, denn es konnte sich die Säure im Zellsaft höchstens bis zu derselben Concentration anhäufen, in der sie der äusseren Flüssigkeit zugesetzt worden war; die im Zellsaft aufgenommene Säure konnte also höchstens mit der Säure der äusseren Lösung osmotisches Gleichgewicht machen. Damit wäre aber noch keine Ursache für eine Ausdehnung gegeben, weil ja vor dem Zusatze der Säure zwischen der inneren und der äusseren Flüssigkeit osmotisches Gleichgewicht herrschte.

Es bleibt somit nichts übrig als anzunehmen, dass auch ein Theil des Salzes in den Zellsaft eindrang und dass dieses die Ausdehnung der Blase bewirkte. Und da nun der in Fig. 1 C abgebildete Grad der Plasmolyse, ohne Mitwirkung von Säure, durch eine Salpeterlösung von etwas weniger als 2 pCt. erreicht zu werden pflegt, so muss offenbar in unserer Zelle soviel Salpeter in den Zellsaft übergegangen sein, dass die Differenz seines Gehaltes an diesem Salze gegenüber der äusseren Lösung nur noch etwa 2 pCt. betrug. Da aber die äussere Lösung 4 pCt. enthielt, so muss sich der Salpeter im Zellsaft in jenen zwanzig Minuten zu mindestens 2 pCt. angehäuft haben. Und da die in der neutralen Lösung gebliebenen Schnitte in mehreren Stunden keine Spur von Ausdehnung ihrer Protoplaste und also auch keine merkliche Aufnahme von Salpeter verriethen, so muss durch die Säure die Permeabilität des Schlauches für das Salz in ganz wesentlicher Weise erhöht worden sein.

Nach dieser Auseinandersetzung ist es nun deutlich, dass eine nachträgliche Ausdehnung der Protoplaste im plasmolytischen Zustand als ein Beweis für ihre Permeabilität für die angewandte Lösung betrachtet werden darf, während aus dem Ausbleiben einer solchen Ausdehnung folgt, dass eine merkliche Permeabilität für jene Lösung nicht besteht. Es kommt also jedesmal nur darauf an, zu entscheiden, ob in einer gegebenen Lösung eine solche Ausdehnung durch bestimmte Gifte bewirkt werden kann oder nicht.

Soviel über das Princip. Ueber die Anwendung der Methode möchte ich im Einzelnen noch Folgendes hervorheben.

In der Regel habe ich die Ausdehnung nicht an einzelnen Zellen, welche während der Beobachtung unter dem Mikroskop liegen blieben, sondern an grösseren Präparaten, welche je mehrere Hunderte

von Zellen enthielten, verfolgt. Wenn die sämmtlichen Zellen des Präparates im Grade ihrer Plasmolyse gleichen oder doch nahezu gleichen Schritt halten, hat diese Methode ganz wesentliche Vortheile, da sie es erlaubt, die Ausdehnung langsamer vor sich gehen zu lassen und dadurch die Gefahr des Platzens wesentlich zu vermindern und eine ganze Reihe von Versuchen gleichzeitig vorzunehmen.

In der Wahl der Objecte ist man dabei freilich beschränkt und ich habe, ausser den erwähnten Oberhautzellen der Tradescantia discolor, nur noch die rothen Oberhautzellen der Blattscheide von Curcuma rubricaulis und die rothen Parenchymzellen der Blattstiele einer dunkelrothen Form von Begonia Rex benutzt. Dass die Zellsäfte dieser Zellen gefärbt sind, erleichtert die Beobachtung des Grades der Plasmolyse, auch bei schwacher Vergrösserung, ungemein.

In die mittleren Theile der Präparate dringt die Lösung träger ein als am Rande, die Erscheinungen sind hier somit langsamer. Die Ausdehnung dauerte in meinen Versuchen gewöhnlich mehrere Stunden, bevor eine solche Anzahl von Protoplasten platzten, dass der Versuch beendet werden musste. Während dieser Zeit verweilten die Präparate in kleinen Cylindergläschen in etwa 5–10 CC des Reagens und wurden nur von Zeit zu Zeit in einem Tropfen dieser Lösung unter das Mikroskop gebracht. Das ansehnliche Volumen der Flüssigkeit hatte zur Folge, dass ihre Concentration durch das Eindringen des Salzes in die Präparate sich nicht nennenswerth verändern konnte.

Als Resultat jedes einzelnen Versuches bekommt man also eine Reihe von Angaben über den Grad der Plasmolyse in den sämmtlichen, stets mehrere Hunderte umfassenden Zellen desselben Präparates zu verschiedenen Zeiten. Um diese Angaben in bequemer und übersichtlicher Form ausdrücken zu können, habe ich stets die Grösse der Protoplaste mit der des Zellraumes verglichen und mich darauf beschränkt, in dieser Beziehung vier Hauptstufen zu unterscheiden. Ich entschied nach dem Augenmaass, was bei einiger Uebung in der überwiegenden Zahl der Fälle nicht schwer war, ob die Protoplaste ein Viertel, die Hälfte oder drei Viertel des Zellenraumes erfüllten und deutete diese Fälle mit den Ziffern 1—3 an,

während die Zahl 4 angab, dass der Protoplast den ganzen verfügbaren Raum einnahm. Dadurch konnten die Resultate in tabellarischer Form zusammengefasst werden; es bedeutet somit in den Tabellen:

1 . . . . Der Protoplast erfüllt ungefähr Ein Viertel oder weniger der Zelle.

2 . . . . Der Protoplast erfüllt ungefähr die Hälfte (zwei Viertel) der Zelle.

3 . . . . Der Protoplast erfüllt etwa drei Viertel der Zelle oder mehr, aber nicht den ganzen Innenraum.

4 . . . . Keine Plasmolyse (vier Viertel erfüllt).

In den meisten Versuchen war die Plasmolyse in allen Zellen der betreffenden Präparate (also stets in mehreren Hunderten von Zellen) so gleichmässig, dass der Grad durch Eine einzige Zahl angegeben werden konnte. In anderen aber war die Plasmolyse in verschiedenen Zellen in verschiedenem Maasse ausgebildet, und es wurden deshalb für das betreffende Präparat zwei Zahlen eingeschrieben. Es bedeutet z. B. 1,2 , dass etwa die Hälfte der Zellen in sehr starkem Maasse plasmolytisch waren (1), dass die Protoplaste der anderen Hälfte sich aber nur zur Hälfte contrahirt hatten (2). Die Vergleichung der Grösse der Protoplaste mit der der Zellen bezieht sich selbstverständlich nicht auf das Volumen, sondern nur auf den Umfang der mikroskopischen Bilder.

Die Methode der nachtraglichen Ausdehnung plasmolysirter Protoplaste lässt sich zwar zur Erforschung der Wirkung der verschiedensten Gifte, nicht aber zur Prüfung der Permeabilität der Protoplaste für jede beliebige in Wasser lösliche Verbindung anwenden. Denn sie fordert offenbar, dass, während das Reagens in den Zellsaft eindringt, nicht gleichzeitig die osmotischen Stoffe, welche diesem seine Turgorkraft verleihen, hinaus diffundiren. Es geht daraus hervor, dass sie wohl für Stoffe, welche rascher diffundiren als die Bestandtheile des betreffenden Zellsaftes, nicht aber für träger diffundirende Substanzen brauchbar ist. Mit Salpeter, Kochsalz und ähnliche Salze gab sie stets unzweifelhafte Erfolge, in Rohr- und Traubenzuckerlösungen[1]) beobachtete ich aber nie eine nachträgliche Ausdehnung.

1) Vergl. über deren Wirkung § 4 dieses Abschnittes.

Am Schlusse dieses Paragraphen möchte ich noch einen merkwürdigen Fall beschreiben, in welchem statt einer gleichmässigen Ausdehnung der Vacuolenwände, wie sie oben beschrieben und in Fig. 1 auf Taf. XXIII dargestellt wurde, an verschiedenen Stellen des Schlauches lokale Ausstülpungen auftraten. Diesen als Ausnahme zu betrachtenden Fall habe ich auf Taf. XXIII in Fig. 6 abgebildet und am schönsten in folgendem Versuch beobachtet (vergl. S. 501).

Ein Präparat der violetten Blattoberhaut von Tradescantia discolor hatte eine Stunde in einer neutralen, 0,5 Aeq. starken Lösung von Chlorcalcium verweilt und sämmtliche Protoplaste hatten sich hier bis zu einer Grösse von weniger als die Hälfte des Zellenraumes contrahirt. Jetzt kam es in eine Lösung, welche gleichfalls 0,5 Aeq. Chlorcalcium, dazu aber noch 0,1 Aeq. Salzsäure enthielt. Bald drang die Säure in den Zellsaft ein und veränderte dessen violette Farbe in eine rothe. Dann fand aber nicht, wie es sonst in solchen Fällen gewöhnlich geschieht, eine gleichmässige Ausdehnung der Protoplaste statt, wobei diese die Kugelform behielten oder falls sie diese nicht bereits hatten, sie anstrebten, bis sie sich an die Zellhaut andrückten, sondern es änderte sich die Gesammtform und die Grösse der Protoplaste anfangs nicht. Nach drei Stunden zeigte sich aber bereits die namhaft gemachte Veränderung, während die äusseren Schichten und die Kerne gestorben und dabei körnig und braun geworden waren und nur die Wand der Vacuolen noch gespannt geblieben war und den Durchgang des gefärbten Zellsaftes verhinderte. An mehreren Stellen war die Wand der Vacuole nach aussen gestülpt und diese Ausstülpungen zu grösseren oder kleineren Kugeln angeschwollen, deren Haut vollkommen glatt und gespannt, dabei hyalin und ganz oder doch zum grossen Theile frei von den todten Ueberresten des äusseren Plasma war. Der Inhalt dieser Ausstülpungen war meist nur durch eine enge Oeffnung in Verbindung mit dem übrigen Zellsaft und wie dieser unter dem Einfluss der Säure roth gefärbt. Sämmtliche Zellen des Präparates (mehrere Hunderte) zeigten dieselbe Erscheinung; die Anzahl der Ausstülpungen an einem Protoplasten wechselte meist zwischen 1 und 4, ebenso wechselte ihre Form und die Grösse ihrer Verbindungsfläche mit dem übrigen Protoplasma. In einzelnen Zellen wurden die Ausstülpungen vom übrigen Protoplasma abgeschnürt und lagen dann frei als rothe

Kugeln im Zellraum; diese fand ich häufig noch lebendig, als die Wand der ursprünglichen Vacuole bereits todt und ihr Inhalt entfärbt war. Die grössten Ausstülpungen erreichten nicht ganz die Grösse des contrahirten Plasmakörpers, aus dem sie entstanden waren.

Noch sechs Stunden später, also nach neunstündiger Einwirkung der Säure, hatten in den meisten Zellen die Vacuolen selbst sich derart ausgedehnt, dass die scharfe Trennung der soeben beschriebenen Ausstülpungen sich ausgeglichen hatte und diese nur noch in einigen Zellen zu erkennen waren. Nach 24 Stunden waren in dieser Weise fast sämmtliche Ausstülpungen verschwunden, wodurch die abgeschnürten, welche auch jetzt noch frei neben ihren Protoplasten lagen, mehr hervortraten. Nach drei Tagen fand ich noch mehrere solche abgeschnürte Plasmatheile lebendig, ja nach sechs Tagen, als sonst alle Vacuolen bereits gestorben waren, fand ich von diesen abgeschnürten Ausstülpungen noch einige vor, doch war ihre Farbe bereits merklich blasser geworden.

Dieselbe Erscheinung beobachtete ich auch bei Tradescantia discolor in einer Chlornatriumlösung von 0,4 Aeq., welche 0,5 Aeq. kohlensaures Kali enthielt. Unter vielen hunderten Versuchen, in denen ich eine gleichmässige Anschwellung der Vacuolen nach erfolgter Plasmolyse beobachtete, bildeten diese beiden Fälle aber seltene Ausnahmen.

Die Erklärung dieser Erscheinung muss offenbar darin gesucht werden, dass das äussere todte Protoplasma der Vacuolenwandung derart anhaftete, dass diese nur an einzelnen Stellen, vielleicht durch Risse der erstarrten Hautschicht hindurch, sich ausdehnen konnte.

§ 2. Die Permeabilität der Vacuolenwandung nimmt nach dem Isoliren allmählig zu.

Wir wollen jetzt die im vorigen Paragraphen beschriebene Methode benutzen, um zu untersuchen, ob mit ihrer Hülfe gleich nach dem Isoliren eine Permeabilität der Vacuolenwände nachgewiesen werden kann, um darin einerseits einen Ausgangspunkt für das Studium der allmähligen Zunahme dieser Permeabilität während des langsamen Sterbens zu finden, andererseits dieses Studium möglichst

direct an die in der Einleitung gegebene Erörterung über die Impermeabilität der Vacuolenwände in ihrem normalen Verbande mit dem übrigen Protoplasma anzuschliessen.

Es kommt also darauf an, zu erfahren, ob die mit unserer zehnprocentigen Salpeterlösung isolirten Vacuolenwände, ohne Anwendung sonstiger schädlicher Reagentien, für ein leicht diffusibles Salz in den ersten Stunden nach dem Anfange der Wirkung jenes Salzes merklich permeabel sind. Und es liegt auf der Hand, den Salpeter selbst als Diffusionssalz zu wählen und also zu erforschen, ob die durch jene Lösung isolirten Wände der Vacuolen für sie selbst merklich permeabel sind oder nicht.

Zur Beantwortung dieser Frage benutzte ich die bereits mehrfach erwähnten violetten Oberhautzellen der Tradescantia discolor, und behandelte diese mit der zehnprocentigen Salpeterlösung. Der Erfolg einer solchen Behandlung wurde auf S. 477 beschrieben und auf Taf. XXII in Fig. 6 abgebildet. Die Zellen werden plasmolysirt, ihr Inhalt contrahirt sich bis auf weniger als Ein Viertel des Zellenraumes. Gleichzeitig stirbt das äussere Protoplasma mit dem Zellkern und nur die Wand der Vacuole bleibt zunächst lebendig. Ich überzeugte mich nun nach etwa einstündigem Aufenthalt in der Lösung, mittelst Eosin, dass in allen Zellen, in denen sich der Zellkern und das äussere Protoplasma beobachten liessen, diese Theile gestorben waren. Nachdem das Eosin grösstentheils entfernt war, blieben die Präparate in der zehnprocentigen Salpeterlösung, von der sich etwa 10 CC in einem Cylindergläschen befanden. Wären die isolirten Wände der Vacuolen für das Salz permeabel, so müssten sie sich jetzt allmählig ausdehnen, dieses geschah aber nicht; nach acht Stunden war ihre Grösse nicht merklich zugenommen. Einige Präparate, welche nicht mit Eosin behandelt worden waren, liess ich während 24 Stunden in der genannten Salzlösung liegen, auch nach dieser Frist waren ihre Vacuolen nicht sichtbar grösser geworden als sie nach den ersten Stunden waren. Controlversuche lehrten, dass nach vierstündigem Aufenthalt in der zehnprocentigen Salpeterlösung die Protoplaste sich in wenigen Stunden zu grossen, die Zellen nahezu erfüllenden Kugeln ausdehnen können, wenn man die Salzlösung unter Deckglas langsam verdünnt, oder wenn man die Wand der Vacuole

durch eine Säure permeabel für das Salz macht. Auf diese letztere Beobachtung komme ich aber im nächsten Paragraphen zurück.

Gleich nach dem Tode des äusseren Protoplasma sind die Wände der Vacuolen also nicht in merklicher Weise für den so leicht diffundirenden Salpeter permeabel. Dasselbe konnte ich mannigfach auch für die ringsherum vom äusseren Plasma befreiten Vacuolen der Spirogyra nitida constatiren, da ich auch in diesen bei stundenlangem Aufenthalt in jener Lösung niemals eine Zunahme ihrer Grösse beobachtete.

Lässt man die Präparate aber mehrere Tage in der Salzlösung, so werden die Wände ihrer Vacuolen schliesslich dennoch permeabel für leicht diffundirende Salze, wie aus den folgenden Versuchen hervorgeht.

Präparate der S. 521 genannten Gewebearten brachte ich in Lösungen verschiedener, leicht diffundirender Salze, wo nach kürzerer oder längerer Zeit die Hautschicht und der Kern ihrer Zellen starben, während die Wand ihrer Vacuolen noch Tage lang für den Farbstoff des Zellsaftes undurchlässig und dabei mehr oder weniger dehnbar blieb. Die Concentration der Lösungen war so gewählt, dass die Zellen sämmtlich gleich anfangs plasmolysirt wurden. Die Präparate brachte ich behufs der Versuche in kleine Glascylinder von etwa 20 CC Inhalt, welche bis auf drei Viertel der Höhe mit den betreffenden Lösungen gefüllt und dann mit einem Stopfen verschlossen wurden. Sie wurden nach dreistündigem Aufenthalt in den Röhrchen und später täglich einmal mikroskopisch untersucht. Manche Präparate starben, ohne ein klares Resultat zu geben; in anderen Fällen war aber die nachträgliche Ausdehnung in der übergrossen Mehrzahl der Zellen deutlich und ohne Zweifel wahrnehmbar.

Die erhaltenen Resultate stelle ich in der folgenden Tabelle zusammen; die angewandten Salze waren Kalisalpeter, Chlorkalium und Chlornatrium; die Präparate theils erwachsenen, theils noch wachsenden Blättern entnommen. Die Grösse der Protoplaste ist, nach der S. 522 erläuterten Verfahrungsweise, in Vierteln des Zellenraumes angegeben; die Vacuolen behielten bis zum Ende ihren Farbstoff unvermindert. Die Präparate enthielten je mehrere Hunderte von Zellen.

Tabelle über die nachträgliche Ausdehnung plasmolysirter Protoplaste in Salzlösungen.

	Concentration der Salzlösung.	Grösse d. Protoplaste nach 1—3 St.	Grösse d. Protoplaste am Ende.	Versuchsdauer in Tagen.
Curcuma rubricaulis .	0,15 Aeq. KNO_3	3	4	4
No. II	0,15 Aeq. KCl	3	4	4
Tradescantia discolor	0,15 Aeq. KCl	3	4	2
Dieselbe, jung No. II	0,15 Aeq. KNO_3	3	4	1
No. III	0,2 Aeq. KCl	3	4	2
No. IV	1 Aeq. NaCl	1,2	3,4	1
No. V	1 Aeq. KNO_3	1,2	3,4	1

In den drei erstgenannten Versuchen wurden ausgewachsene Blätter benutzt; zu den vier letzteren solche, welche noch nicht die halbe normale Länge erreicht hatten; ihre Zellen starben in den Flüssigkeiten viel rascher als die der ausgewachsenen Organe, die Zunahme der Permeabilität ihrer Vacuolenwände war dafür auch eine viel bedeutendere.

Die Versuche beweisen die Zunahme der Permeabilität für Salzlösungen beim langsamen Tode ohne jeden Zusatz giftiger Substanzen.

Je geringer der Grad der Plasmolyse, um so rascher und sicherer wird diese offenbar beim langen Aufenthalt in den Lösungen verschwinden. Es können daher beim Aufsuchen der schwächsten noch gerade plasmolysirenden Concentration eines Salzes bedeutende Fehler gemacht werden, wenn man die Versuche statt einiger Stunden einen oder mehrere Tage lang dauern lässt. Die Wichtigkeit dieses Satzes veranlasst mich, hier einen Fall beispielsweise anzuführen. Ich habe zum Zweck anderer Versuche für die rothe Oberhaut der Blattscheide von Curcuma rubricaulis und für die violette Oberhaut des Mittelnerven der Blattunterseite von Tradescantia discolor die schwächste zur Plasmolyse erforderliche Concentration einer Kalisalperlösung ermittelt, indem ich Präparate, deren jedes mehrere Hunderte von Zellen enthielt, in Lösungen von 0,12—0,15 Aeq. (1,2 bis 1,5 pCt.) KNO_3 brachte und nach $2^1/_2$ Stunden untersuchte, in welchen Lösungen Plasmolyse eingetreten war. Bei diesen Geweben

ist diese Grenze für alle Zellen so genau dieselbe, dass sie bei einer Concentrationsdifferenz von 0,01 oder 0,02 Aeq. KNO_3 alle aus dem normalen in den plasmolytischen Zustand übergehen.

Wie auffallend scharf der Unterschied im Grade der Plasmolyse in den Präparaten dieses Gewebes ist, sieht man in den Fig. 3 A—C auf Taf. XXIII. In Fig. 3 A sind zwei Zellen eines Präparates abgebildet, welches in einer Lösung von 0,12 Aeq. KNO_3 mehr als eine Stunde verweilt hatte, nirgends im ganzen Präparate war Plasmolyse eingetreten. In einer Lösung von 0,13 Aeq. KNO_3 hatten die Protoplaste sich stellenweise von der Zellhaut losgelöst, in dem Grade, wie die Fig. 3 B dieses vorstellt. Bei einem Gehalt der Flüssigkeit von 0,14 Aeq. KNO_3 waren endlich die Protoplaste viel stärker contrahirt und näherten sie sich bereits deutlich der Kugelform (Fig. 3 C).

Diese Schärfe ist es, welche die genannten Gewebe für die Ermittelung isotonischer Coëfficienten geeignet macht.

Die folgende Tabelle weist nun den Grad der Plasmolyse der betreffenden Präparate in den einzelnen Lösungen an, und zwar erstens nach 2½stündigem Aufenthalt und zweitens bei einer drei Tage später vorgenommenen Beobachtung. Die Schnitte waren aus einem anderen Blatte genommen als jene, welche zu den Zeichnungen gedient hatten; die niedrigste zur Plasmolyse erforderliche Concentration der Salpeterlösung lag in ihnen um 0,01 Aeq. höher. Die Einzelheiten der Versuchsanordnung und die Bedeutung der Zahlen in der Tabelle ist dieselbe wie in dem zuletzt beschriebenen Versuche.

Tabelle über die Bestimmung der niedrigsten zur Plasmolyse erforderlichen Concentration einer Salpeterlösung bei verschiedener Versuchsdauer.

	Versuchs-dauer	Grad der Plasmolyse in Lösungen von			
		0,12 Aeq. KNO_3	0,13 Aeq. KNO_3	0,14 Aeq. KNO_3	0,15 Aeq. KNO_3
Curcuma rubricaulis	2½ St.	4	4	3	3
Dieselben Präparate . .	3 Tage	4	4	4	3,4
Tradescantia discolor	2½ St.	4	3	3	—
Dieselben Präparate . .	3 Tage	—	4	3	—

Die gesuchte Grenze ist also in drei Tagen für Curcuma von 0,135 Aeq. auf 0,15 Aeq. KNO_3 und für Tradescantia von 0,125 Aeq. auf 0,135 Aeq. KNO_3 verschoben. Die Ursache war die nachträgliche Ausdehnung der vorher plasmolysirten Protoplaste, welche grade oberhalb der Grenze die Plasmolyse selbstverständlich zum Verschwinden bringen musste, während sie sie bei stärkerer Contraction während der angegebenen Versuchsdauer noch nicht auszugleichen vermochte.

Vergleichende Bestimmungen dieser Art sind also offenbar nur bei wenigstündiger Versuchsdauer, nicht bei tagelangem Aufenthalt in der Lösung zulässig, und es ist dieses bei der Bestimmung der isotonischen Coëfficienten oder des Salpeterwerthes gegebener Lösungen stets zu berücksichtigen[1]).

Nachdem wir uns also jetzt überzeugt haben, dass die Wand der Vacuole nach dem Isoliren anfangs so gut wie impermeabel ist, aber im Laufe einiger Tage allmählig für leicht diffundirende Salze durchlässig wird, dabei aber dem Farbstoff der Vacuole den Durchgang noch völlig verwehrt, wollen wir uns nunmehr dazu wenden, zu untersuchen, wie sich bei ihrem langsamen Tode ihre Impermeabilität für Farbstoffe verhält. Wird auch dieses Merkmal des lebenden Zustandes allmählig verschwinden?

Meine Beobachtungen haben diese Frage für die verschiedensten Versuchsbedingungen bejaht und ich wähle als Beispiele folgende Fälle aus.

Ein Präparat von Tradescantia discolor hatte während fünf Tage in einer zehnprocentigen Rohrzuckerlösung verweilt. Gleich anfangs waren die Zellen schwach plasmolysirt und in etwa einem Tage hatten sich die Protoplaste zu grossen violetten Kugeln abgerundet. Nachher waren das äussere Protoplasma und der Kern gestorben, ersteres hing der Wand der Vacuole in zerstreuten Fetzen, Körnern und Fäden an. Am fünftem Tage hatten viele Vacuolen sich weiter contrahirt, ihr Umriss war dabei runzelig geworden, wie dies in Fig. 5 A u. B auf Taf. XXIII abgebildet und im vorigen Abschnitt eingehend beschrieben worden ist[2]). Die Farbe des Zell-

1) Vergl. hierüber meinen Aufsatz: Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft in diesen Jahrbüchern Bd. XIV, S. 427, 1883.

2) Vergl. S. 534—537.

saftes war in vielen dieser Vacuolen noch nicht vermindert. Daneben lagen aber andere, welche etwas blasser oder in den verschiedensten Nuancen zwischen dem dunklen Violett und der blassesten eben noch sichtbaren Farbe variirten. Auch waren mehrere bereits völlig entfärbt. Wo aber der Zellsaft noch deutlich gefärbt war, war die Farbe durch die Wand der Vacuole ebenso scharf begrenzt wie in normal plasmolysirten Zellen, die zwischen dem violetten Schlauch und der Zellhaut liegende Flüssigkeit war völlig farblos. Da in den einzelnen Zellen, welche die verschiedensten Stadien des Erblassens repräsentirten, die Intensität der Farbe während einer längeren Beobachtungsdauer sich nicht merklich veränderte, so darf man folgern, dass das Erblassen in jeder Vacuole äusserst langsam vor sich ging.

Ein anderes Präparat brachte ich in eine gleich starke Zuckerlösung (10 pCt.), welche 0,02 Aeq. schwefelsaures Kupfer enthielt, um die Protoplaste rascher zum Absterben zu bringen. Nach etwa zwanzig Stunden suchte ich eine Stelle aus, in der fünf Zellen ungefähr mit dem in Fig. 5 B auf Taf. XXIII abgebildeten Grade der Plasmolyse sichtbar waren und liess das Präparat nun unter Deckglas, nachdem ich die betreffende Stelle gezeichnet hatte, ruhig zwei Tage unter dem Mikroskop liegen. Vier Zellen zeigten schon zu Anfang dieser Beobachtung einen blassvioletten Farbenton und hatten also schon einen bedeutenden Theil ihres Farbstoffes verloren. Nach fünf Stunden waren sie merklich blasser, doch noch deutlich gefärbt; nach 12 Stunden hatten zwei noch eine gerade sichtbare Farbe, die beiden anderen nicht mehr; nach 24 Stunden waren auch die beiden ersteren völlig verblasst. Die fünfte Zelle war anfangs noch dunkelviolett, fast von der normalen Intensität. Die Farbe nahm allmählig ab, war nach zweitägiger Beobachtung sehr stark verblasst, aber noch bei weitem nicht völlig verschwunden. Die Vacuolen contrahirten sich während der Beobachtung langsam aber deutlich, wenn auch nicht sehr stark.

Einen dritten Versuch stellte ich mit einem Präparate desselben Gewebes an, welches 13 Tage in einer grösseren Menge einer Rohrzuckerlösung von 3 pCt. ohne Zusatz eines Giftes aufbewahrt worden war. Diese Lösung ist, wie bereits mehrfach erwähnt, zu schwach, um normale Plasmolyse zu verursachen, wenn aber nach längerer

Zeit die äusseren Plasmatheile gestorben sind, fangen die Vacuolen an, sich unter ähnlichen Erscheinungen wie im vorigen Versuch zu contrahiren (vergl. Fig. 7 auf Taf. XXIII). Ich wählte nun eine Gruppe von Zellen aus, in denen die Hautschicht und die Zellkerne gestorben und die Vacuolenwände mehr oder weniger contrahirt waren; die Farbe des Zellsaftes hatte in allen diesen Zellen schon angefangen zu verblassen, wie aus der dunkleren Farbe anderer in demselben Präparate liegenden Zellen mit gleich starker Plasmolyse hervorging[1]). Ich beobachtete diese Zellengruppe während mehrerer Tage, indem sie in einer Strasburger'schen feuchten Kammer unter dem Mikroskope ruhig liegen blieb. In vier Zellen waren nach 24 Stunden die Vacuolen bedeutend blasser, doch noch deutlich violett, nach weiteren 24 Stunden hatten diese alle Farbe verloren. In zwei anderen Zellen war 48 Stunden nach dem Anfange des Verblassens die Farbe der Vacuole noch deutlich violett gefärbt und verblasste erst später völlig. Auch in diesem Versuche nahm der ganze Process des Verblassens also wenigstens einen bis mehrere Tage in Anspruch.

Aus allen diesen Versuchen folgt also, dass es bei langsam sterbenden Protoplasten nach angefangenem Verblassen Tage lang dauern kann, bis der im Zellsaft enthaltene Farbstoff völlig durch die Wand hinaus diffundirt ist. Erwägt man nun, dass die Zellen der Tradescantia discolor, wie andere ähnlich gefärbte Zellen, nach einem plötzlichen Tode in wenigen Minuten sich vollständig entfärben, so leuchtet ein, dass beim langsamen Tode der Vacuolenwand die Permeabilität für Farbstoffe nicht plötzlich eintritt, sondern nur allmählig zunimmt.

Auch wenn ich in den Zellen der Tradescantia discolor im plasmolysirten Zustande durch Säuren das äussere Plasma tödtete, beobachtete ich ganz gewöhnlich, dass es von dem Augenblicke, wo der erste Anfang des Erblassens deutlich sichtbar wurde, häufig mehrere Stunden dauerte, bis die Farbe völlig verschwand. Während dieser Zeit hoben sich die Vacuolen immer als gefärbte Blasen mit scharfem Umriss in der umliegenden Salzlösung hervor; der ausgetretene Farbstoff diffundirte so rasch weiter, dass auch die

---

1) Man vergleiche die Zelle A mit B in der citirten Fig. 7 (Taf. XXIII).

nächste Umgebung der gefärbten Vacuolen stets ganz farblos erschien. Auch ohne Mitwirkung der Plasmolyse beobachtete ich ein solches allmähliges Erblassen in langsam sterbenden Zellen der Tradescantia häufig.

Fassen wir nun zum Schluss die Ergebnisse der in diesem Paragraphen mitgetheilten Versuche kurz zusammen, so können wir sagen:

1. Die Wände der isolirten Vacuolen sind anfangs auch für rasch diffundirende Salze nicht merklich permeabel.
2. Nach längerer Zeit, desto früher, einem je jüngeren Gewebe sie entnommen sind, lassen sie diese Salze durch sich hindurchgehen, ohne gleichzeitig auch für Farbstoffe durchlässig zu werden.
3. Später werden sie auch für Farbstoffe, und zwar anfangs nur in geringem Grade, permeabel.

Wir folgern hieraus, dass die für das Leben charakteristische Impermeabilität in die völlige und leichte Permeabilität des todten Zustandes, beim langsamen Sterben der isolirten Vacuolenwände nur langsam und gradweise übergeht.

Anhangsweise möchte ich hier noch eine Bemerkung über die Wirkung des schwefelsauren Kupfers auf die Impermeabilität der Zellsaftblasen für Farbstoffe einschalten. Lösungen von 0,01—0,05 Aeq. schwefelsaures Kupfer, welche eine noch gerade merkliche bläuliche Farbe besitzen, wirken an sich, oder in Verbindung mit schwach plasmolysirenden Substanzen, wie z. B. verdünnten Salzlösungen, auf die violetten Zellen der Tradescantia wie langsame Gifte ein. So z. B. in dem S. 559 beschriebenen Versuch. Die Zellen sterben unter ihrer Einwirkung je nach Umständen in einem oder doch in wenigen Tagen völlig ab und entlassen ihren Farbstoff vollständig. Lässt man das Kupfersalz aber auf stark contrahirte Vacuolen einwirken, so erlangt man häufig andere Resultate. So hielten z. B. Zellen, welche in 10 pCt. Salpeter plasmolysirt waren, in dieser Lösung viel länger aus, wenn ihr etwas Kupfersalz (0,05 Aeq.) zugesetzt war, als ohne dieses Gift. Ohne dieses waren die Zellen nach zwei Tagen sämmtlich entfärbt; in der kupferhaltigen Salpeterlösung hatte nach vier Tagen noch eine grosse Zahl von Vacuolen

keine merkliche Spur von Farbe verloren. Nach sieben Tagen fand ich in einem dieser letzteren Präparate noch 15, nach vierzehn Tagen noch zwei kleine kugelige Saftblasen, deren Inhalt intensiv violett gefärbt war. Ein anderes Präparat aus demselben Gewebe war in eine Rohrzuckerlösung von 0,15 Mol. (5,13 pCt.) gebracht, welche 0,01 Aeq. schwefelsaures Kupfer enthielt. Die Vacuolen contrahirten sich hier, aus in § 4 zu erörternden Gründen, während die äusseren Plasmatheile und der Kern starben, allmählig so stark, dass sie weniger als ein Viertel des Zellenraumes einnahmen. In den vier ersten Tagen des Versuches entfärbten sich etwa die Hälfte der Zellen völlig, in den folgenden Tagen allmählig auch die übrigen, mit Ausnahme von fünf Zellen, in denen die contrahirten Vacuolen sogar nach drei Monaten noch nicht merklich an Farbe verloren hatten. Ja nach weiteren zwei Monaten waren von diesen noch zwei dunkel violett gefärbt.

Es geht hieraus hervor, dass in stark contrahirten Vacuolenwänden eine schwache Kupferlösung das Vermögen, den Farbstoff der Vacuole zurückzuhalten, viel länger conservirt, als es sonst in langsam sterbenden Vacuolen, auch bei starker Plasmolyse, erhalten bleibt. Aehnliche Resultate erhielt ich auch mit Quecksiberchlorid. Vielleicht bildet das Metall mit dem Protoplasma eine Verbindung, welche nach Art der Niederschlagsmembranen für Farbstoffe äusserst schwer durchdringbar ist, so lange wenigstens keine Risse den Austritt des Inhaltes ermöglichen. Eine bedeutende Resistenz jener Wände gegen Temperaturen oberhalb der Temperaturgrenze des Lebens spricht für diese Vermuthung. Doch ist es hier nicht der Ort, auf diesen Punkt näher einzugehen.

§ 3. Beschleunigung der Zunahme der Permeabilität durch Zusatz von Giften.

Wenn man das langsame Sterben, dem die Zellsaftblasen auch in sonst unschädlichen Lösungen nach dem Tode der Hautschicht unvermeidlich ausgesetzt sind, durch Zusatz von geringen Mengen giftiger Substanzen beschleunigt, so kann man auch die im vorigen Paragraphen beschriebene langsame Zunahme der Permeabilität in

sehr erheblicher Weise beschleunigen und dadurch die Erscheinungen, mittelst deren man diese Zunahme erkennt, bequemer und schöner zur Beobachtung bringen. Ein Beispiel dazu haben wir bereits in § 1 in der Einwirkung von Salpetersäure auf die contrahirten Protoplaste von Tradescantia discolor kennen gelernt (vgl. S. 547 und Taf. XXIII, Fig. 1 A—D).

Neben dem auf S. 554 beschriebenen Versuch über die Impermeabilität der Vacuolenwände von Tradescantia discolor gleich nach dem Tode der Hautschicht und des Körnerplasma in zehnprocentiger Salpeterlösung, habe ich drei völlig gleiche Versuche angestellt, in denen die Präparate aber, nachdem sie eine Stunde in der neutralen Salzlösung verweilt hatten und hier der Grad ihrer Plasmolyse nicht mehr merklich zunahm, in andere Lösungen übergeführt wurden. Diese enthielten dieselbe Menge Salpeter, dabei aber 0,05 Aeq. Salzsäure, 0,1 Aeq. Salzsäure und die dritte 0,1 Aeq. Salpetersäure. In diesen Präparaten hatten nun nach etwa acht Stunden die Vacuolen ihre Wände so weit ausgedehnt, dass sie etwa die Hälfte oder drei Viertel des Zellenraumes erfüllten, während sie anfangs kleiner als ein Viertel gewesen waren. Am stärksten war die Ausdehnung in der zuerst genannten Mischung. Die betreffenden Zellen hatten noch nicht merklich an Farbe eingebüsst; in jedem Präparate aber waren eine nicht unerhebliche Zahl von Saftblasen geplatzt und entfärbt.

Da in dem S. 554 beschriebenen Versuch in der neutralen Salzlösung auch nach 24 Stunden keine Volumzunahme der Vacuolen beobachtet wurde, ist es klar, dass ihre Wand durch die Säuren hier in kurzer Zeit sehr permeabel für das Salz gemacht worden war.

Ein anderes Präparat aus demselben Versuch brachte ich, nachdem es drei Stunden in der neutralen Salpeterlösung (10 pCt.) verweilt hatte, unter das Mikroskop und wählte eine Gruppe von Zellen zur Beobachtung aus. Nachdem ich diese mit der Camera lucida gezeichnet hatte, ersetzte ich die neutrale Lösung durch eine gleich starke, welche ausserdem 0,05 Aeq. Salzsäure enthielt. Von Zeit zu Zeit verglich ich nun, mittelst der Camera, die jedesmalige Grösse der Vacuolen mit ihrer ursprünglichen Gestalt und im Laufe von fünf Stunden konnte ich in sieben Zellen eine sehr bedeutende Zunahme in dem Volumen dieser Blasen constatiren. Die Zellengruppe

lag weit vom Rande des Präparates entfernt, die Säure drang also langsam ein und es platzten dabei von den gezeichneten Vacuolen im Laufe jener Zeit nur zwei; eine gleich anfangs, die andere erst, nachdem ich eine deutliche Vergrösserung constatirt hatte.

Die in 10 pCt. KNO_3 isolirten Vacuolen von Spirogyra nitida dehnen bei längerem Aufenthalt in dieser Flüssigkeit ihre Wände nicht aus. Setzte ich der Lösung aber Krystalle einer löslichen Säure zu, oder ersetzte ich sie durch eine gleich starke Salpeterlösung, welche eine gewisse Menge einer Säure enthielt, so sah ich die Blasen häufig unter dem Mikroskop anschwellen und ihr Volum ganz bedeutend vergrössern[1]). Ich beobachtete dieses beim Zusatz von Kryställchen von Oxalsäure, Picrinsäure und Chromsäure, und beim Ersetzen mit angesäuerten Lösungen, mit Salzsäure (0,05 Aeq.) und Essigsäure. Die angeschwollenen Blasen platzten endlich, stiessen ihren durch die Säure oft körnig gewordenen Inhalt aus und schrumpften zu einer ähnlichen faltigen Membran zusammen, wie nach dem raschen Auswaschen des Salzes mit Wasser.

Verdünnte Chromsäure liess die Wände der Vacuolen der Spirogyra mehrfach während der erwähnten Ausdehnung erstarren, ohne dass sie zusammenschrumpften oder ihren körnigen Inhalt ausstiessen; ihre Oberfläche blieb dabei glatt und wie gespannt.

In den beiden beschriebenen Versuchsreihen war das Salz stets Salpeter und das Gift stets eine Säure. Es war daher von Interesse, diesen Versuchen eine weitere Ausdehnung zu geben und sie einerseits über andere plasmolysirende Substanzen, andererseits über andere Gifte auszudehnen. Auch schien es wünschenswerth, neben Spirogyra und Tradescantia auch noch weitere Species in die Untersuchung hineinzuziehen. Aus diesen Gründen habe ich die Erscheinung der nachträglichen Ausdehnung plasmolysirter Protoplaste unter einer Reihe von verschiedenen Umständen studirt. Die wichtigsten der erhaltenen Resultate waren die folgenden:

Eine erste Versuchsreihe wurde mit den violetten Oberhautzellen von Tradescantia discolor und den rothen Epidermiszellen der Blattscheide von Curcuma rubricaulis gemacht. Die Präparate, welche je mehrere Hunderte von Zellen umfassten, verweilten erst

---

1) Diese Versuche wurden bereits im Abschnitt II § 5 S. 518 erwähnt.

$^1/_2$—1 Stunde in Lösungen von 0,4 Aeq. (2,3 pCt.) NaCl, von 0,4 Aeq. (4 pCt.) KNO_3 und in solchen von 0,5 Aeq. (4,3 pCt.) K_2SO_4. Nach dieser Zeit hatten sich sämmtliche Protoplaste auf etwa Ein Viertel des Zellenraumes contrahirt. Jetzt wurden sie in Lösungen übergebracht, welche gleichviel des betreffenden Salzes und eine zwischen 0,1 und 0,5 Aeq. wechselnde Menge Säure enthielten. Es wurde für jeden einzelnen Versuch dieselbe Säure gewählt, welche auch in dem Salz enthalten war. Diese Lösung wurde derart hergestellt, dass jedesmal gleiche Mengen einer Salz- und einer Säurelösung vom doppelten Gehalt gemischt wurden. Schon nach $^1/_4$ bis 2 Stunden war bei Tradescantia, nach 2—3 Stunden bei Curcuma in allen Zellen eine deutliche Ausdehnung der Vacuolen sichtbar und nach etwa 10 Stunden erfüllten die Vacuolen überall drei Viertel oder mehr des Zellenraumes, in manchen Präparaten war sogar jede Spur von Plasmolyse verschwunden. Die Zellsäfte waren sämmtlich roth gefärbt, hatten aber von ihrem Farbstoffe noch nichts verloren. Es wurden im Ganzen mit jeder Art acht Versuche mit dem gleichen Erfolg angestellt.

Zur Controle wurden Präparate in dieselben Salzlösungen gebracht, aber in diesen ohne Zusatz von Säure gelassen. Auch nach mehreren Tagen wurde hier in keinem Falle auch nur eine Spur von Ausdehnung der Protoplaste beobachtet.

Aehnliche Resultate erhielt ich auch, als ich die Präparate sofort in die angesäuerten Salzlösungen brachte. Zwar war dann die anfängliche Contraction etwas geringer, weil das Salz bereits während dieses Vorganges in den Zellsaft eindringen konnte, dieser Nachtheil liess sich aber leicht durch eine etwas grössere Concentration des Salzes beseitigen. In diesen Versuchen benutzte ich, ausser den genannten Salzen, auch oxalsaure Salze, und zwar wurden die Präparate einfach in Lösungen von saurem oxalsaurem Kali oder Ammoniak gebracht.

Auch wenn ich die Plasmolyse, ohne Salz, durch eine höhere Concentration der Säure selbst hervorrief, dehnten sich in dieser Lösung die partiell getödteten Protoplaste nachher wieder aus. Auch hier erreichten sie ganz gewöhnlich anfangs eine Contraction bis auf ein Viertel des Zellraumes, um nachher wieder das ganze Zelllumen und zwar ohne Verlust an Farbstoff auszufüllen. Zu diesen Ver-

suchen eignet sich die Tradescantia nicht, da sie zu wenig Säure erträgt, mit der Curcuma und den rothen Zellen des Blattstielparenchyms von Begonia Rex gelangen sie in schönster Weise. Salzsäure, Schwefelsäure und Oxalsäure lieferten mir stets die besten Resultate; Salpetersäure hatte den erwähnten Erfolg nur in seltenen Fällen.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden, statt Säure, verschiedene andere Gifte zugesetzt, und zwar wurden die Präparate sofort in die mit dem Gift gemischte Salzlösung gebracht. Als Versuchsmaterial dienten wiederum die violetten Oberhautzellen der Blätter von Tradescantia discolor. Es ist in diesen Versuchen ziemlich mühsam, die richtige Stärke des Giftes ausfindig zu machen, denn wenn es zu schwach ist, hat es keine Wirkung, und ist es zu stark, so tödtet es das ganze Protoplasma mit einem Male oder doch in so kurzer Zeit, dass es nicht möglich ist, eine Contraction und eine Ausdehnung der Protoplaste zu beobachten. Hat man die Menge des Giftes aber richtig gewählt, so beobachtet man regelmässig nach der anfänglichen starken Contraction eine eben so starke Ausdehnung der Protoplaste und zwar meist in wenigen Stunden.

Von über dreissig gelungenen Versuchen wähle ich die sechs folgenden aus und stelle ihre Resultate in eine Tabelle zusammen. Die Concentration des Salzes war überall die nämliche (0,4 Aeq.)[1] und zwar eine solche, dass in ihr, ohne Gift, die Protoplaste sich auf etwa ein Viertel des Zellraumes zu contrahiren pflegen. Die rasch zunehmende Permeabilität erlaubte aber in einigen Versuchen eine so starke Contraction nicht. Die Grösse der Protoplaste ist in der dritten und vierten Spalte in Vierteln des Zellraumes, nach dem Augenmaass, in der früher schon benutzten Weise, angegeben (vgl. S. 551). Die Präparate enthielten jedes mehrere Hunderte von Zellen, welche sich aber in der Contraction und in der Ausdehnung sehr gleichmässig verhielten; es war stets leicht, den Grad der Plasmolyse für alle Zellen mit einer oder mit zwei Zahlen anzugeben. Es bedeutet also 1,2, dass etwa die Hälfte der Protoplaste auf Ein Viertel, die andere Hälfte aber auf zwei Viertel der ursprüng-

1) Also 4 pCt. Kalisalpeter, 2,3 pCt. Chlornatrium und 3 pCt. Chlorkalium; diese Lösungen sind unter sich isotonisch.

lichen Grösse contrahirt war. Die Vacuolen behielten bis zum Ende des Versuches ihre Farbe ohne jeden Verlust bei; in den mit Ammoniak behandelten Zellen war diese schön blau geworden.

Tabelle über die nachträgliche Ausdehnung in Salzlösungen plasmolysirter Protoplaste durch verschiedene Gifte.

Tradescantia discolor.

Salz in 0,4 Aeq.	Gift	Grösse der Protoplaste		Dauer des Versuchs in Stunden
		nach $^3/_4$ bis 1 St.	am Ende	
NaCl	0,0125 Aeq. NH_3	1	4	24
KNO_3	„	1	3	8
KCl	0,00005 Aeq. Jodium	1,2	3,4	8
KNO_3	0,00002 Aeq. Jodium	1,2	3,4	5
KCl	0,001 Aeq. $HgCl_2$	2,3	3,4	8
KNO_3	0,001 Aeq. $HgCl_2$	2,3	3,4	5

Es ergiebt sich aus der Tabelle, dass die Erscheinung der nachträglichen Ausdehnung plasmolysirter Protoplaste von der Natur des angewandten Giftes unabhängig ist, denn sowohl Ammoniak als Jodium und Quecksilberchlorid haben dieselbe Wirkung wie freie Säuren.

§ 4. Ueber die stetig fortschreitende Plasmolyse in verdünnten Zuckerlösungen[1]).

Die in den drei ersten Paragraphen dieses Abschnittes beschriebenen Erscheinungen hatten sämmtlich zur Bedingung, dass als plasmolytische Reagentien rasch diffundirende Salze benutzt würden.

1) Von der in diesem Paragraphen zu beschreibenden Methode haben wir im Laufe dieser Arbeit bereits zwei Male eine Anwendung gemacht. Einmal haben wir in Abschnitt II, § 6 das allmählige Erstarren der Wände der in Zuckerlösungen abnormal contrahirten Vacuolen geschildert (S. 534), ein anderes Mal haben wir in Abschnitt III, § 2 das langsame Verblassen dieser Vacuolen beschrieben (S. 558—559).

Denn nur, wenn das Reagens leichter durch die veränderte Wand der Vacuole dringen konnte, als die gelösten Bestandtheile des Zellsaftes, konnte eine Erhöhung der Permeabilität jener Wand eine Steigerung der osmotischen Kraft der Vacuolenflüssigkeit zur Folge haben.

Was wird nun geschehen, wenn wir an der Stelle jener sehr diffusiblen Substanzen solche von äusserst geringem Diffusionsvermögen setzen, wie z. B. Rohr- und Traubenzuckerlösungen?[1] Es hängt dieses offenbar zunächst davon ab, ob die löslichen Stoffe des Zellsaftes leichter diffundiren als diese Reagentien oder nicht. Nehmen wir also an, was für die Oberhautzellen von Tradescantia und Curcuma wohl erlaubt ist, dass ersteres der Fall sei und versuchen wir es, die Folgen dieser Voraussetzung klar zu legen. Der andere Fall bedarf offenbar einer eingehenden Discussion nicht, er wird entweder zu gar keinen plasmolytischen Erscheinungen oder zu den in den vorigen Paragraphen beschriebenen, Veranlassung geben.

Unsere Erörterung beziehen wir auf einen bestimmten Fall. Wir denken uns eine der genannten Zellen in eine Lösung von Rohrzucker gebracht, und zwar von solcher Concentration, dass sie noch gerade keine Plasmolyse hervorruft, dass aber osmotisches Gleichgewicht zwischen jener Lösung und dem Zellsaft besteht. Jetzt tödtet man durch irgend ein Gift das äussere Protoplasma und macht die Wand der Vacuole, ohne auch sie zu tödten, permeabel für die löslichen Bestandtheile des Zellsaftes oder auch nur für einige dieser, ohne ihr gleichzeitig das Vermögen zu ertheilen, Rohrzucker in merklicher Menge durchzulassen. Offenbar wird nun der Zellsaft durch Diffusion einen Theil seiner gelösten Stoffe verlieren, seine osmotische Kraft wird somit kleiner werden und das Gleichgewicht zwischen der äusseren und der inneren Lösung ist gestört. Es wird Plasmolyse eintreten und je mehr der Zellsaft durch Diffusion verliert, um so stärker wird die Plasmolyse werden. Und da die Diffusion offenbar wohl nur langsam von statten gehen wird,

1) Die Diffusionsgeschwindigkeit von Rohr- und Traubenzucker erreicht in verdünnten Lösungen nach Graham nur etwa ein Drittel des gleichnamigen Werthes für Kalisalpeter.

wird auch der Grad der Plasmolyse langsam aber stetig zunehmen. Ist die Wand im Stande, durch ihre elastische Spannung einen Theil ihres Inhaltes auf dem Wege der Filtration hinauszupressen, so wird die Erscheinung dadurch nur noch verstärkt werden.

Hat man gleich anfangs plasmolysirende Lösungen angewandt, so wird selbstverständlich auch in diesen der Grad der Plasmolyse stetig zunehmen.

Könnte man das äussere Protoplasma, ohne es zu tödten, in gleichem Maasse permeabel machen wie die Wand der Vacuole, so würden die Erscheinungen offenbar dieselben sein.

Im Einzelnen betrachtet dürfen wir also bei solchen Zellen in Lösungen schwer diffundirender Substanzen die folgenden Erscheinungen erwarten. Sind die Lösungen so stark, dass sie gleich anfangs Plasmolyse hervorrufen, so wird der Grad der Contraction allmählig zunehmen und ein so hoher werden, als sonst erst in viel stärkeren Lösungen derselben Verbindung erreicht werden würde. Waren aber die Lösungen schwach und riefen sie gleich anfangs keine Plasmolyse hervor, so wird diese dennoch eintreten können, sobald das Protoplasma anfängt, permeabel zu werden, und einmal angefangen, wird die Contraction, wie im ersteren Falle, nicht stille stehen, sondern stetig fortschreiten.

Eine solche Plasmolyse müssen wir als abnormal bezeichnen[1]), indem sie bei normalen unveränderten Protoplasten nicht vorkommt, sondern nur dem krankhaft veränderten, langsam sterbendem Protoplasma eigen ist. Von der normalen unterscheidet sie sich stets leicht und sicher dadurch, dass die Contraction nicht nach einer oder einigen Stunden einen Grad erreicht, welchen sie nun nicht mehr überschreitet, sondern dass sie stetig zunimmt. Bei Beobachtungen in nicht zu kurzen Zwischenräumen werden sich also die Zellen immer merklich verändert haben.

Aus dem Vorhergehenden ergiebt sich, dass die fraglichen Erscheinungen am lehrreichsten sind in solchen Lösungen, in denen die gesunden Protoplaste noch nicht plasmolysirt werden. Ich habe aus diesem Grunde für die meisten Versuche eine Lösung von 5,13 pCt. Rohrzucker gewählt. Diese enthält im Liter 0,15 Gramm-

---

1) Bot. Zeit. 1884, S. 297.

molecül, ist mit 0,10 Aeq. (1,01 pCt.) KNO_3 isotonisch und ruft somit in den Zellen von Tradescantia und Curcuma, deren Turgorkraft in der Regel etwa = 0,13 Aeq. KNO_3 ist, noch keine Plasmolyse hervor.

Die jetzt zu beschreibenden Versuche werden zeigen, dass eine solche Zuckerlösung mit Hülfe eines beliebigen Giftes, oder auch nur bei hinreichend langer Dauer des Versuches ganz gewöhnlich einen beträchtlichen Grad von Plasmolyse bedingt. Dazu kommt, dass diese Versuche in ihrer Ausführung sehr sicher sind, indem die Vacuolenwandungen eine solche stetige Contraction ohne merklichen Schaden längere Zeit ertragen können.

Eine erste Versuchsreihe wurde mit den violetten Oberhautzellen auf der Unterseite der Mittelnerven von Tradescantia discolor ausgeführt. Eine Rohrzuckerlösung von 0,3 Molecül (10,26 pCt.) wurde in kleinen, etwa 20 CC fassenden Glascylindern jedesmal mit dem gleichen Volum einer verdünnten Lösung des zu verwendenden Giftes gemischt, und nachdem die Präparate hineingebracht waren, wurden die Röhrchen mit Stopfen geschlossen. Die nach der Mischung vorhandene Concentration des Zuckers war also stets 5,13 pCt., diejenige des Giftes wird jedesmal in der Tabelle angegeben werden. Eine Controle bestätigte, dass diese Zuckerlösung, ohne Zusatz, während 24stündiger Einwirkung keine Plasmolyse bedingte. In meinen Notizen habe ich von Zeit zu Zeit den Grad der Plasmolyse eingeschrieben, um mich über das allmählige Fortschreiten zu belehren, in die Tabelle werde ich aber jedesmal nur Eine Beobachtung anführen.

Der Natur der Sache entsprechend erreichte die Plasmolyse nur selten in allen Zellen des Präparates annähernd denselben Grad; häufig sah man stark contrahirte neben viel schwächer afficirten Protoplasten liegen; in einigen Fällen erreichte das Gift während des Versuches die Mitte des Präparates offenbar nicht, indem hier keine Plasmolyse beobachtet wurde. Solche Zellen wurden deshalb von der Tabelle ausgeschlossen. Der Grad der Plasmolyse ist, nach S. 551, in Vierteln des Zellenraumes angegeben.

Tabelle über die stetige Contraction der Protoplaste in einer Zuckerlösung von 0,15 Mol. unter der Einwirkung verschieder Gifte.

Tradescantia discolor.

Gifte.	Concentration des Giftes in Aeq.	Grad der Plasmolyse am Ende des Versuchs.	Dauer des Versuchs in Stunden.
Salzsäure	0,005	1, 2, 3	2
Oxalsäure	0,025	1, 2, 3	1
Ammoniak	0,05	2, 3	9
Kalihydrat	0,05	3	1
Kalihydrat	0,025	3	5
Jodium	0,0001	1, 2, 3	2
Aether	0,15	2, 3	24
Schwefelsaures Kupfer . .	0,01	1, 2, 3	24
Quecksilberchlorid . . .	0,02	1, 2	2

Genau in derselben Weise habe ich diese Versuche auch mit den rothen Oberhautzellen der Blattscheide von Curcuma rubricaulis durchgeführt, welche gleichfalls in der betreffenden Zuckerlösung an sich, Tage lang ohne Plasmolyse bleiben können.

Tabelle über die stetige Contraction der Protoplaste in einer Zuckerlösung von 0,15 Mol. unter der Einwirkung verschiedener Gifte.

Curcuma rubricaulis.

Gifte.	Concentration des Giftes in Aeq.	Grad der Plasmolyse am Ende.	Dauer des Versuchs in Stunden.
Salzsäure	0,025	3	24
Oxalsäure	0,025	2, 3	24
Jodium	0,00125	2, 3	24
Aether	0,3	2, 3, 4	24
Schwefelsaures Kupfer . .	0,1	3	24
Quecksilberchlorid . . .	0,05	3, 4	2

Die Resultate beider Tabellen sprechen für sich.

Genau dieselbe Erscheinung beobachtete ich bei Tradescantia discolor häufig bei Versuchen mit schwachen Lösungen schwer diffusibler Salze, wenn diese durch geringen Zusatz von Kalihydrat oder kohlensaurem Kali dem Leben schädlich gemacht worden waren. War der Zusatz ein sehr geringer, so trat die Erscheinung nur langsam und zunächst am Rande ein; ich sah dann hier erst einzelne, später zahlreiche Zellen, deren violetter Saft blau geworden und deren Inhalt mehr oder weniger stark plasmolysirt worden war, während sonst in den wie gewöhnlich mehrere Hunderte von Zellen umfassenden Präparaten, alle Zellen ohne Contraction und von normaler violetter Farbe waren. Das gleichzeitige Vorschreiten beider Veränderungen vom Rande nach der Mitte macht diese Erscheinungen besonders schön und kaum dürfte für derartige Beobachtungen eine Pflanze besser geeignet sein, als gerade unsere Tradescantia.

Zum Detail der Versuche übergehend, führe ich beispielsweise die folgenden an. In einer Lösung von 0,15 Aeq. (1,6 pCt.) äpfelsauren Kaliums, welche in Folge eines geringen Gehaltes an kohlensaurem Kali auf Lackmusspapier kaum merklich alkalisch reagirte, verweilten Präparate der Tradescantia fünf Tage. Alle Zellen waren gleich anfangs schwach plasmolysirt und die des Centrums noch jetzt in diesem Zustande und von normaler violetter Farbe. Am Rande hatten sich jetzt aber die Protoplaste bis auf die Hälfte ihres Volumens contrahirt, und ihre Inhalte waren schön blau gefärbt. Aehnliches beobachtete ich in 0,18 Aeq. (1,9 pCt.) desselben Salzes und in 0,15 und 0,18 Aeq. (1,7 und 2,0 pCt,) weinsauren Kaliums. In einer Lösung von 0,35 Aeq. (2,7 pCt.) äpfelsauren Magnesiums, welche gleichfalls durch kohlensaures Salz schwach alkalisch gemacht worden war, zeigten Präparate von Tradescantia nach 24 Stunden die meisten Zellen violett und ohne Plasmolyse, am Rande aber zerstreute Zellen mit blauem Inhalte, der auf $^3/_4$, $^1/_2$ und sogar auf $^1/_4$ des ursprünglichen Volumes contrahirt war. Nach weiteren vier Tagen waren nur noch einzelne Zellen der Mitte unverändert; weitaus die meisten waren blau und mehr oder weniger stark plasmolysirt. In Lösungen von schwefelsaurem Kalium und von schwefelsaurem Magnesium verursachten Spuren Kalihydrat oder saures kohlensaures Kalium ähnliche Erscheinungen. Endlich

erwähne ich noch einen Versuch mit citronensaurem Kalium, welches Spuren kohlensauren Kaliums enthielt; für diesen Versuch benutzte ich neben Tradescantia discolor auch Curcuma rubricaulis. Beide zeigten nach 24 Stunden in 0,21 Aeq. (2,1 pCt.) des genannten Salzes weitaus die meisten Zellen unverändert, am Rande jedoch mehr oder weniger zahlreiche, deren Saft blau gefärbt und deren Inhalt bis auf ein, zwei oder drei Viertel des Zelllumens plasmolysirt war. Auch in anderen Lösungen erhielt ich ähnliche Resultate.

Es sei an dieser Stelle gestattet, daran zu erinnern, dass, wie auf S. 565 mitgetheilt wurde, sowohl die Zellen der Tradescantia als die der Curcuma in einer angesäuerten Lösung von schwefelsaurem Kalium die Erscheinung der nachträglichen Ausdehnung der vorher bis auf etwa ein Viertel des Zellenraumes contrahirten Zellsaftblasen zeigen können. In derselben Salzlösung kann also je nach Umständen, bei gleich bleibender Concentration, eine zunehmende Contraction oder eine nachträgliche Ausdehnung stattfinden[1]). Aehnliches gilt ohne Zweifel auch von anderen Salzen mit gleichem Diffusionsvermögen[2]). Die Erklärung dieses entgegengesetzten Verhaltens wird wohl theils in dem verschiedenen Grade der Zunahme der Permeabilität der Vacuolenwandung in den verschiedenen Versuchen gesucht werden müssen, theils aber wird man dazu annehmen dürfen, dass im Zellsaft der betreffenden Zellen Verbindungen von sehr verschiedener Diffusionsgeschwindigkeit enthalten sind.

Bei längerer Versuchsdauer tritt, wie zu erwarten, in Lösungen von 0,15 Mol. (5,13 pCt.) Rohrzucker auch ohne Zusatz von schädlichen Substanzen eine abnormale Plasmolyse ein; diese fängt gewöhnlich erst nach einigen Tagen an. Folgende kleine Tabelle enthält einige hierüber gemachte Beobachtungen.

---

1) Eine Wiederholung dieser beiden Versuche mit Präparaten aus der Oberhaut eines und desselben Blattes gab bei Anwendung von verdünnter Schwefelsäure als Gift eine nachträgliche Ausdehnung der vorher contrahirten Saftblasen in wenigen Stunden; bei Anwendung von Spuren von kohlensaurem Kali eine stetige Zunahme der Plasmolyse in einigen Tagen; beides ohne Verdünnung der Kaliumsulfatlösung. Also dasselbe Resultat wie früher.

2) Die Diffusionsgeschwindigkeit von KNO_3 verhält sich zu derjenigen von K_2SO_4 in verdünnten Lösungen, nach Graham, ungefähr als 1,5 : 1.

Tabelle über die stetige Zunahme der Plasmolyse in schwachen Rohrzuckerlösungen ohne Zusatz von Giften.

	Grösse der Protoplaste		Versuchsdauer in Tagen.
	nach 2 Tagen.	am Ende des Versuchs.	
Curcuma rubricaulis.	4	3,4	5
Tradescantia discolor.	4	2,3	5
Dieselbe, jung.	4	2	4
„ „	4	2,3	3

Zu den beiden ersteren Versuchen wurden ausgewachsene Blätter, zu den letzteren nur etwa halbwegs ausgewachsene benutzt; die letzteren zeigen die Erscheinungen früher als die ersteren, sie sterben in den Lösungen rascher.

Auch in neutralen Salzlösungen beobachtete ich ohne Zusatz irgend welcher schädlichen Stoffe häufig eine stetige Contraction der Protoplaste in Lösungen, welche anfangs nicht oder nur in geringem Grade plasmolysirend wirkten. Als Beispiel führe ich Beobachtungen mit Tradescantia discolor an, in denen Präparate nach 3- bis 4tägigem Aufenthalt in schwachen Lösungen von schwefelsaurem Kalium und schwefelsaurem Magnesium in der Mitte keine, am Rande aber eine ganz bedeutende Contraction der Protoplaste aufwiesen. Dabei ist hervorzuheben, dass die Zellsäfte in sämmtlichen Zellen ihre normale Farbe behielten, dass also eine alkalische Reaclion des Salzes, welche man nach den oben mitgetheilten Versuchen zunächst als die Ursache der Erscheinung vermuthen möchte, ausgeschlossen war.

Alle in diesem Paragraphen mitgetheilten Versuche bestätigen also den im Anfang aufgestellten Satz, indem sie in Lösungen schwach diffusibler Substanzen eine stetig zunehmende Plasmolyse während des langsamen Sterbens nachweisen.

§ 5. Ueber die Anwendung der Plasmolyse bei mikrochemischen Reactionen.

Wenn es sich darum handelt, im Zellsaft gelöste Stoffe auf mikrochemischem Wege nachzuweisen, so ist vielfach die Plasmolyse im Stande, die Reaction schärfer und schöner hervortreten zu lassen, da sie den Zellsaft mehr concentrirt, und ihn dazu von der Zellhaut entfernt. Sind die Vacuolen zu kleinen Kugeln geworden, bevor das Reagens in sie eindringt, so wird manchmal der von diesem verursachte Niederschlag die Kugel nahezu gänzlich ausfüllen, und wenn man für ein langsames Erstarren der Vacuolenwand Sorge getragen hat, so wird der Niederschlag auf die Dauer von dieser Wand umschlossen bleiben.

Ganz besonders schöne Präparate habe ich in dieser Weise mit verschiedenen Gerbstoffreagentien erhalten, wenn ich diese in starken Salzlösungen auf die Zellen der Spirogyra nitida einwirken liess[1]). Und da diese Reactionen, zumal die Silberreaction, in der letzten Zeit so vielfach besprochen wurden, möchte ich sie hier anhangsweise beschreiben[2]).

Je nachdem es sich darum handelt, nur die Anwesenheit eines bestimmten Stoffes in gewissen Zellen nachzuweisen, oder dessen Vertheilung über die einzelnen Organe der Protoplaste zu erkennen, ist die eine oder die andere Art der Plasmolyse vorzuziehen. Bei ersterer Aufgabe ist es zweckmässiger, wenn dieses möglich ist, nur die Vacuolen und nicht auch das äussere Plasma zu contrahiren; die Reaction tritt dann nur im Zellsaft ein, da das todte Plasma seine löslichen Bestandtheile vor dem Zusatze des Reagens durch Diffusion verlieren kann. Für den in zweiter Linie genannten Zweck eignen sich zumal jene Formen der normalen Plasmolyse, in denen das äussere Plasma auf erhebliche Strecken von Vacuolen befreit

---

1) An verschiedenen Stellen, zumal im zweiten Abschnitt § 4 und 5, wurde diese Reaction bereits bei meinen Versuchen angewandt; man vergleiche die daselbst gegebenen Beschreibungen (S. 513, 515, 522) und ferner: Over Looistofreactiën van Spirogyra nitida, in Maandblad voor Natuurwetenschappen, 2. Reihe, Bd. II, S. 93.

2) Die Silberreaction der Spirogyren wurde von Loew und Bokorny in ihrer Schrift: „Die chemische Ursache des Lebens" beschrieben und abgebildet.

ist, wie z. B. in dem auf Taf. XXIV Fig. 7 A abgebildeten Zustande. Gerade für diesen Zustand haben wir bereits früher erwähnt, wie Osmiumsäure und Eisensalze auch hier nur den Inhalt der Vacuolen, nicht aber den sie verbindenden Plasmastrang schwarz färben. Uebrigens bekommt man bei Spirogyra nitida bei der Behandlung mit zehnprocentiger Salpeterlösung bekanntlich die verschiedensten Formen der Plasmolyse in demselben Präparate, und kann man diese also, nach Zusatz des Reagens, leicht mit einander vergleichen.

Die folgenden Betrachtungen beziehen sich vorzugsweise auf die mehr oder weniger vom äusseren Plasma isolirten Vacuolen.

Die lebendigen Wände der Vacuolen trennen den Gerbstoff und das Reagens während einer längeren oder kürzeren Zeit, indem sie für beide anfangs nicht permeabel sind. Beim längeren Aufenthalt wird dieser Widerstand aber beseitigt, und nun findet man im Innern der erstarrten Kugel den Niederschlag in typischer Form abgesetzt. Süsst man nun die äussere Lösung aus und entfärbt dadurch, wenn nöthig, die übrigen von ihr durchdrungenen Theile, so erhält man meist sehr schöne Präparate, in denen nur die kugligen Blasen gefärbt sind. War das Reagens doppeltchromsaures Kali, so sind die Vacuolenwände gleichmässig braun, ihr Inhalt aber ist farblos und der grösste Theil des Niederschlages liegt als grosse braune durchscheinende Körner auf der Innenseite der Vacuolenwandung.

Die Eisenreaction stellt die Fig. 5 auf Taf. XXIV dar, wie sie an einer in zehnprocentiger Salpeterlösung partiell getödteten Zelle auf Zusatz von etwas Eisenchlorid, ohne Verdünnung der äusseren Lösung, eintrat. Nach einiger Zeit war das Eisensalz durch die noch unverletzte Wand in den Zellsaft gedrungen und hatte hier mit dem Gerbstoff den bekannten dunkelblauen Niederschlag gebildet, der die Vacuolen anscheinend völlig ausfüllte. Mit essigsaurem Eisen erhielt ich ähnliche Resultate. Setzte ich dieses zu, ohne darauf zu achten, dass dadurch die äussere Lösung nicht verdünnt würde, so platzten die isolirten Saftblasen ganz gewöhnlich und indem sie ihren Inhalt durch den Riss ausstiessen, entstand vor diesem der Niederschlag in Form einer mehr oder weniger dichten Körnermasse. Diese Massen waren im Innern ziemlich dicht, am Umfange aus mehr zerstreuten Körnchen gebildet und erhielten sich bei ruhigem Liegen der Präparate oft mehrere Stunden.

Auch nach dem Platzen der Vacuolen in doppeltchromsaurem Kali beobachtete ich ähnliche Resultate.

Durch Erwärmen kann man die gespannten Saftblasen leicht zum Platzen bringen und wenn man dieses in einer eisenhaltigen Umgebung vornimmt, erhält man den S. 522 beschriebenen und auf Taf. XXIV in Fig. 6 abgebildeten Erfolg. Auch ohne Mitwirkung der Plasmolyse hat das Erwärmen der Präparate in dem Reagens, falls dieses nicht schon an sich die Zellen tödtet, oft erhebliche Vortheile, indem die Reaction beim Ueberschreiten der Temperaturgrenze des Lebens in den betreffenden Zellen plötzlich eintritt. So z. B. beim Erwärmen von nicht zu dünnen, gut ausgewaschenen Schnitten aus dem Rhizom verschiedener Rheum-Arten in einer eisenhaltigen Lösung: die Chrysophanzellenreihen färben sich dabei plötzlich schwarz.

Eine neue und die bisher üblichen an Schönheit der Präparate und Sicherheit der Deutung weit übertreffende Gerbstoffreaction hat in jüngster Zeit Moll[1]) beschrieben. Er behandelt ganze Pflanzentheile zunächst mit essigsaurem Kupfer und verwandelt in den daraus hergestellten mikroskopischen Schnitten das gerbsaure Kupfer in gerbsaures Eisen. In den Vacuolen der Spirogyra gaben die verschiedensten Kupfersalze einen deutlich körnigen Niederschlag; ich beobachtete dieses für das essigsaure und das schwefelsaure Salz, sowie auch für das Chlorid. Gar häufig erstarrten dabei die Zellsaftblasen in schönster Weise. Als ich jetzt solche Fäden in essigsaures Eisen brachte, nahm der Niederschlag die charakteristische tiefblaue Farbe an.

Setzte ich der Salpeterlösung eine Spur salpetersaures Silber zu, so füllten sich die Vacuolen allmählig mit einem dichten Niederschlag, der, nach Entfernung des Reagens dem Lichte ausgesetzt, eine tiefschwarze Farbe annahm. In den durch das Silbersalz sonst blassbräunlich gefärbten Zellen bildeten nun die Vacuolen schwarze scharfbegrenzte Kugeln.

Lässt man die Fäden einige Stunden oder mehrere Tage in der Salpeterlösung, bevor man sie mit dem Reagens in Berührung bringt, so erstarren, wie bereits mitgetheilt wurde, die Wände der Vacuolen,

1) J. W. Moll, Eene nieuwe microchemische Looizuur-reactie. Maandblad voor Natuurwetenschappen, Nov. 1884, No. 7, S. 97.

sie lassen den Gerbstoff durchgehen und die Silberreaction tritt nachher nicht mehr ein.

Die mitgetheilten Beobachtungen lehren:

1. dass beim langsamen Sterben der contrahirten Vacuolen im Reagens der Niederschlag oft ausschliesslich im Zellsafte entsteht, und zwar mit sehr scharfer Begrenzung;
2. dass beim Platzen der Vacuolen im Reagens (durch Verdünnung der äusseren Lösung oder durch Wärme) der Niederschlag sich momentan vor dem Risse als dichter Körnerhaufen bildet;
3. dass Vacuolen, welche zu lange Zeit in der Salpeterlösung verharrten, ihren Inhalt grösstentheils durch Diffusion verloren haben können; unter diesen Umständen tritt die Reaction also nicht mehr ein.

Die durch diese Beispiele erläuterte Methode ist voraussichtlich einer viel allgemeineren Anwendung fähig, indem sie es ermöglicht, auch solche Reagentien unter dem Mikroskope anzuwenden, welche mit gewissen Bestandtheilen des Zellsaftes farblose Niederschläge geben. Denn da durch die Plasmolyse die Concentration des Zellsaftes sehr bedeutend erhöht wird, und das Reagens nachher in den Zellenraum eingeführt werden kann, bevor beide mit einander in Berührung kommen, so gestalten sich die Bedingungen für die Sichtbarkeit eines farblosen Niederschlages offenbar viel günstiger als ohne Anwendung der Plasmolyse.

Zur Beurtheilung eines Niederschlages ist es in der Chemie häufig erforderlich, ihn auf seine Löslichkeit oder Unlöslichkeit in verschiedenen Reagentien zu prüfen. Ist der Niederschlag in Vacuolen mit erstarrter Wand enthalten, so kann man das erzeugende Reagens leicht ohne Schaden auswaschen, um nachher die Wirkung anderer zu studiren und zu erforschen, ob sie den Inhalt jener Blasen herauslösen oder nicht.

Hat man auf makrochemischem Wege in einem Pflanzentheile bestimmte gelöste Körper nachgewiesen, so wird es oft, hoffe ich, mittelst dieser Methode gelingen, sie mit denselben Reagentien auch in den einzelnen Zellen aufzufinden und so ihre Verbreitung über die verschiedenen Zellen des untersuchten Organs kennen zu lernen.

Uebersicht der Resultate.

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Versuche lehren erstens, dass die Wände der isolirten Vacuolen gleich anfangs zwar für Säuren und Basen, nicht aber für leicht diffusible Salze, wie Kalisalpeter, permeabel sind. Ersteres sieht man in Zellen mit gefärbtem Zellsaft an dem Farbenwechsel der Vacuole, letzteres daran, dass nach der Plasmolyse in der Salpeterlösung keine nachträgliche Ausdehnung stattfindet.

Untersucht man die Wand einer Vacuole aber, nachdem sie bereits einige Tage in der Salzlösung verweilt hat, so findet man sie für Chlornatrium und Salpeter mehr oder weniger permeabel. Hat man sie gleich anfangs mit einer verdünnten Lösung irgend eines Giftes behandelt, so wird sie für jene Salze viel früher und oft in merklich höherem Grade permeabel. Der Beweis dafür liegt in der nachträglichen Ausdehnung, welche sie jetzt innerhalb der plasmolysirenden Salzlösung, und ohne dass diese verdünnt würde, erleidet. Dabei blieb sie, wenigstens zunächst, undurchlässig für Farbstoffe, im Besonderen für den Farbstoff des Zellsaftes, falls man gefärbte Zellen anwandte.

Die Art des Giftes hat auf diese Beschleunigung der Zunahme der Permeabilität nur im quantitativen Sinne einen Einfluss.

Werden die Vacuolenwände nach mehrtägigem Aufenthalt in den neutralen Salzlösungen, oder nach mehrstündiger Einwirkung eines Giftes, auch für den Farbstoff des Zellsaftes permeabel, so geschieht auch dieses nur langsam und der Vorgang des sichtbaren Verblassens dauert im letzteren Falle mehrere Stunden, im ersteren nicht selten sogar einige Tage.

In Lösungen schwer diffusibler Substanzen, wie z. B. Rohrzucker, darf man annehmen, dass die leichter diffusiblen Bestandtheile des Zellsaftes durch Diffusion entweichen, ehe die Wände der Vacuolen auch für Zucker und Farbstoffe permeabel werden, und dass also die osmotische Kraft ihrer Vacuolen allmählig abnehmen wird. Dementsprechend beobachtet man hier, nach dem Tode des äusseren Plasma, eine continuirliche Abnahme des von ihnen umschlossenen

Volumens, eine stetige Zunahme im Grade der Plasmolyse, lange bevor der Zellsaft zu erblassen anfängt.

Setzt man zu Präparaten mit plasmolytisch contrahirten Protoplasten oder Vacuolen Reagentien, welche mit den Bestandtheilen des Zellsaftes einen Niederschlag bilden können, und hat das das Reagens grössere Diffusionsgeschwindigkeit als der betreffende Inhaltskörper, so kann ersteres durch die Wand der Vacuole diffundiren, bevor diese noch vollständig gestorben und erstarrt ist. Der Niederschlag wird somit nur innerhalb der noch gespannten Blase entstehen. Gerbstoffhaltige Zellen geben z. B. in dieser Weise mit den betreffenden Reagentien behandelt, sehr schöne Präparate. Es lässt sich nach dieser Vorschrift mit Sicherheit entscheiden, ob eine Verbindung im Leben im Zellsaft gelöst, oder in den Organen des Protoplasten (z. B. den Chlorophyllkörnern) im imbibirten Zustande angehäuft ist.

Hauptresultat dieses Abschnittes ist aber der Satz, dass die Vacuolenwände nach dem Tode des äusseren Plasma nicht plötzlich, sondern nur allmählig permeabel werden. Zuerst für leichter, später für schwerer diffusible Stoffe. Wenn sie für erstere schon in hohem Grade durchlässig sind, sind sie gewöhnlich noch relativ sehr dehnbar und osmotischer Spannung fähig. Die Zunahme der Permeabilität beruht also auf eine moleculare Veränderung, nicht auf die Entstehung von Rissen.

Alle Erscheinungen, welche ich in diesem und den beiden vorigen Abschnitten an langsam sterbenden Wänden von isolirten Vacuolen beobachtete, lassen sich auf die allmählige Zunahme, einerseits der Todesstarre, andererseits der Permeabilität zurückführen. Halten diese beiden Vorgänge gleichen Schritt? Und sind beide vielleicht Aeusserungen derselben molecularen Veränderung im sterbenden Protoplasma? Falls ja, welche ist die wahre Natur dieser Veränderung, welcher Chemismus liegt ihr zu Grunde? Von der Beantwortung dieser Fragen, deren Berechtigung wohl auch für die übrigen Organe der Protoplaste zugegeben werden wird, dürfen wir wohl einmal einen tieferen Einblick in das Wesen des Lebens und des Todes erwarten.

Anhang. Ueber die Impermeabilität gesunder Protoplaste.

Einleitung.

Die im vorigen Abschnitte beschriebenen Erscheinungen gestatten uns die Ausarbeitung einer neuen Methode für den Beweis des Satzes, dass normale Protoplaste für unschädliche Salze, wenn solche als plasmolytische Reagentien angewandt werden, nicht in merklicher Weise permeabel sind. Diesen Satz habe ich bereits 1871 in Anschluss an die bahnbrechenden Arbeiten Nägeli's über die diosmotischen Erscheinungen des lebenden Plasmaschlauches begründet[1]). Er bildet die Grundlage für die Ermittelung der isotonischen Coëfficienten und für die Messung der Turgorkraft auf plasmolytischem Wege[2]). Es ist also vom höchsten Interesse, seine experimentelle Grundlage so genau und so sicher zu machen, als die jedesmal vorhandenen Erfahrungen dieses erlauben, und somit auch seine Richtigkeit nach einer von der bis jetzt gebrauchten abweichenden Methode zu prüfen.

Diese neue Methode beruht auf der Vergleichung der niedrigsten zur Plasmolyse erforderlichen Concentration beim plötzlichen Eintauchen der Präparate in die betreffenden Salzlösungen und bei langsamer Zunahme der Concentration der die Präparate umspülenden Lösung. Sind die Protoplaste für das Salz impermeabel, so muss der gefundene Werth nach beiden Methoden derselbe sein, sind sie dagegen permeabel, so kann beim langsamen Eindringen Salz in die Vacuole hineindiffundiren, noch ehe jene Grenze erreicht wird, die Turgorkraft wird somit zunehmen, und es wird zur Plasmolyse eine höhere Concentration nothwendig sein als beim plötzlichen Eintauchen.

Die auf diesem Princip beruhende Methode werde ich im ersten Theile dieses Anhanges, die damit angestellten Versuche und Control-Versuche aber im zweiten Theile beschreiben.

---

1) Archiv. Néerl. VI, 1871, S. 117. Vergl. Nägeli, Pflanzenphysiologische Untersuchungen, Heft 1.

2) Diese Jahrbücher Bd. XIV, S. 427.

§ 1. Beschreibung der Methode.

Den im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuchen war es gemeinsam, dass die Concentration der plasmolytischen Reagentien für jedes einzelne Präparat während der ganzen Versuchsdauer dieselbe blieb. Die mitgetheilten Thatsachen erlauben aber auch eine Beantwortung der Frage, was geschehen wird, wenn diese Concentration während des Versuches abgeändert wird, und im Speciellen, wenn sie langsam von Null bis weit über die zur Plasmolyse erforderliche Grenze heransteigt. Es wurde bereits bemerkt, dass auch hier das Resultat ein ganz anderes sein wird, je nachdem der wandständige Plasmaschlauch für das fragliche Reagens permeabel ist oder nicht.

Die Bedeutung der auf diesem Principe der langsam steigenden Concentration beruhenden Methode, und die Versuchseinrichtung, welche sie fordert, wird am leichtesten klar werden, wenn ich sie zunächst an einem bestimmten Beispiel erläutere. Ich wähle dazu einen Versuch, in welchem das Protoplasma durch eine Säure gleich anfangs in ziemlich hohem Grade permeabel gemacht worden war[1]), aber dennoch bis zum Ende für den Farbstoff des Zellsaftes undurchlässig blieb.

Als Untersuchungsmaterial dienten Längsschnitte aus der rothen Blattscheide von Curcuma rubricaulis, als Säure Oxalsäure. Diese letztere wurde in solcher Menge angewandt, dass sie gleichzeitig als plasmolytisches Reagens diente, dass also der Zusatz eines besonderen Körpers zu diesem Zweck vermieden wurde. Die Anordnung des Versuches hatte zum Zweck, die Concentration der Oxalsäure so langsam zunehmen zu lassen, dass sie nahezu in demselben Maasse durch die Protoplaste in die Vacuolen eindringen könnte, in welchem sie den Zellen selbst zuströmte. Denn in diesem Falle war zu erwarten, dass sie sich in den Zellsäften anhäufen würde, bevor sie noch in den Zellhäuten eine hinreichende Concentration erreichte, um Plasmolyse einzuleiten. Ich verfuhr dabei folgendermaassen:

In ein weites Becherglas brachte ich 50 CC destillirtes Wasser,

---

1) Vergl. Abschnitt III, § 3.

welches hier eine etwa 1 cm hohe Schicht bildete. Eine Diffusionszelle von 100 CC Inhalt, deren untere Oeffnung 5,0 cm Durchmesser hatte und mit Pergamentpapier überzogen war, wurde in dem Becherglase derart befestigt, dass die Membran überall genau mit der Oberfläche der äusseren Flüssigkeit in Berührung kam und nur sehr wenig in diese hineintauchte. Die Zelle lag an einem Punkte der Wand des Becherglases an und enthielt eine Schicht reiner kalifreier Krystalle von Oxalsäure und eine gesättigte Lösung desselben Körpers. Am Ende des Versuches waren noch nicht alle Krystalle verschwunden, die innere Lösung war also fortwährend wenigstens nahezu gesättigt geblieben.

Als Untersuchungsobjecte dienten, wie gesagt, Längsschnitte aus der rothen Blattscheide von Curcuma rubricaulis und zwar wurden die Parenchymzellen beobachtet. Ein grösseres Präparat wurde an einem Pferdehaar derart befestigt, dass es leicht aus der Lösung herausgenommen, mikroskopisch untersucht und wieder hineingebracht werden konnte, ohne die Flüssigkeit in erheblichem Grade zu bewegen. Die übrigen Präparate wurden erst am Schlusse des Versuches geprüft. Gleichzeitig mit der Beobachtung jenes Präparates wurde jedesmal vorsichtig 1 CC der äusseren Flüssigkeit herausgenommen und mit zehntelnormalem Barytwasser und Lackmuss titrirt. An die 1 CC-Pipette war am oberen Ende ein langes Kautschuk-Rohr angebracht, wodurch ich während des Saugens das Steigen der Flüssigkeit in der Pipette folgen und ein Rückfliessen aus dieser also vermeiden konnte. Die Probe wurde jedesmal in der Nähe des Präparates genommen und zwar so vorsichtig, dass keine rasche Bewegung in der Flüssigkeit Schaden bringen konnte.

Um mit voller Sicherheit zu erfahren, ob zu irgend einer Zeit während der Versuchsdauer Plasmolyse stattfand, wurde die mikroskopische Prüfung anfangs halbstündlich, später stündlich, zuletzt aber in grösseren Zwischenräumen vorgenommen. Die Beobachtungszeiten waren die folgenden.

Anfang des Versuchs am 11. April 1881, des Vormittags um 10 Uhr.

	Stunden.	Acidität d. äusseren Flüssigkeit.
11. April	10.30	—
	11.—	—
	11.30	—
	12.—	—
	1.—	0,44 Aeq. Oxalsäure (2,0 pCt.)
	2.—	0,53 " "
	3.—	0,64 " "
	4.—	0,72 " "
	6.—	0,82 " "
	9.15	0,94 " "
12. April	10.10	1,13 " " (5,1 pCt.)

Bei keiner dieser elf Beobachtungen wurde auch nur in einer einzigen Zelle Plasmolyse gefunden. Nahezu sämmtliche Zellen waren am Ende des Versuches noch roth gefärbt und blieben nun, nachdem die Diffusionszelle herausgenommen war, noch während fünf Stunden in der Lösung, ohne eine merkliche Veränderung erkennen zu lassen. Ebenso verhielten sich die übrigen Präparate.

Als Controle wurden jetzt frische Schnitte derselben Blattscheide in die 1,13 Aeq. Oxalsäure enthaltende Flüssigkeit gebracht. Nach einer halben Stunde waren sämmtliche Protoplaste zu Kugeln contrahirt, nachher dehnten sie sich wieder aus und starben dabei innerhalb weniger Stunden.

Eine weitere Controle ergab, dass eine Oxalsäure-Lösung von 0,4 Aeq. (1,8 pCt.) bereits im Stande ist, die rothen Zellen der Curcuma rubricaulis zu plasmolysiren. Durch langsames Zunehmen der Concentration war die sonst zur Plasmolyse erforderliche Grenze in unserem Versuch also ganz bedeutend überschritten; ohne dass Ablösung der Protoplaste stattgefunden hatte.

Während der ganzen Versuchsdauer hatten die Zellen ihre ursprüngliche Farbe ohne merkliche Veränderung der Intensität beibehalten; ihre Protoplaste waren also, wenn auch theilweise getödtet, noch für den Farbstoff impermeabel.

In derselben Weise gelang es mir, das Eindringen von Citronen-

säure und Aepfelsäure in die rothen Oberhautzellen der Blattscheide von Curcuma rubricaulis, und von Oxalsäure in die rothen Parenchymzellen der Blattstiele von Begonia Rex zu veranlassen. Es wurde mit ersterer Säure eine Concentration von 0,83 Aeq. (5,3 pCt.), mit der zweiten 1,09 Aeq. (7,3 pCt.), und im dritten Versuche 0,72 Aeq. (3,2 pCt.) erreicht, ohne dass Plasmolyse eintrat und ohne dass der Farbstoff des Zellsaftes hinausdiffundirte. Präparate zur Controle plötzlich in diese Lösungen gebracht, zeigten darin in kurzer Zeit eine Contraction ihrer Zelleninhalte bis auf die Hälfte oder noch weniger des Zellenraumes.

Das Ausbleiben der Plasmolyse im Hauptversuche beweist, dass die osmotische Kraft der Zellsäfte, welche anfangs offenbar geringer war als die einer Oxalsäurelösung von 0,4 Aeq., allmählig derart zugenommen war, dass sie am Ende sogar grösser war, als die einer Oxalsäurelösung von 1,1 Aeq. Es kann dieses nun, unter den gegegebenen Bedingungen, nur auf eine Aufnahme von Oxalsäure aus der äusseren Lösung beruhen, und zwar muss diese wenigstens zu einem Gehalte von 1,1—0,4 = 0,7 Aeq. (3 pCt.) in den Zellsaft eingedrungen sein.

Durch das langsame Eindringen des Reagens wird also die schwächste, sonst zur Plasmolyse erforderliche Concentration, die „plasmolytische Grenzlösung“[1]), weit überschritten, ohne dass die Plasmaschläuche von der Zellhaut abgelöst werden. Solches kann nun offenbar nur dann der Fall sein, wenn die Protoplaste für das betreffende Reagens permeabel geworden sind. Sind die Zellen dagegen völlig gesund und normal, und die angewandten Lösungen unschädlich, so muss es völlig gleichgültig sein, ob das Reagens rasch oder langsam in die Zellen eindringt. Mit anderen Worten, man wird in Versuchen mit langsam steigender Concentration genau dieselbe plasmolytische Grenzlösung finden müssen, wie beim plötzlichen Eintauchen der Präparate in die Lösungen.

Die Vergleichung der Werthe, welche man auf beiden Wegen — langsames Steigen der Concentration und plötzliches Eindringen in die fertige Lösung — für die plasmolytische Grenzlösung erhält, wird also ein Mittel sein, um zu entscheiden, ob die betreffenden

1) Diese Jahrbücher, Bd. XIV, S. 444.

Protoplaste für das gewählte plasmolytische Reagens merklich permeabel sind oder nicht. Und je langsamer man die Concentration in dem einen Falle steigen lässt, um so genauer wird das Resultat sein.

Die frühere Methode beurtheilte die Permeabilität der Protoplaste nach dem Eintreten oder Ausbleiben einer nachträglichen Ausdehnung im möglichst schwach plasmolysirten Zustand; die jetzige nach dem Eintreten oder Ausbleiben der Plasmolyse selbst. Die Erscheinung ist im letzteren Falle also eine einfachere; sie ist unabhängig von den Bedingungen, welche im Schlauche die Fähigkeit erhalten, durch einen geringen Ueberschuss der osmotischen Kraft des Zellsaftes ausgedehnt zu werden.

§ 2. Versuche.

Nach der beschriebenen Methode habe ich nun eine Reihe von Versuchen mit den entsprechenden Controle-Versuchen ausgeführt. Ehe ich zu deren Beschreibung übergehe, will ich aber die der Methode zu Grunde liegenden Betrachtungen in kurzen Worten zusammenfassen.

Da gesundes Protoplasma für neutrale Salzlösungen in kurzen Zeiten nicht merklich permeabel ist, so muss es bei plasmolysirenden Lösungen völlig gleichgültig sein, mit welcher Geschwindigkeit das Salz in die Zellen eindringt. Ob man die Präparate plötzlich in die Lösung eintaucht oder diese zu den in Wasser liegenden Zellen nur ganz langsam zufliessen lässt, in beiden Fällen muss der erste Anfang der Plasmolyse sich bei genau derselben Concentration erkennen lassen. Ist aber der Protoplast nicht mehr normal, sondern durch irgend eine Ursache für das Salz permeabel gemacht, so muss sich ein Unterschied zwischen beiden Versuchen herausstellen. Denn beim langsamen Zufliessen der Lösung wird nun Salz in den Zellsaft übertreten, dessen osmotische Kraft vergrössern, und somit den Unterschied zwischen der äusseren Lösung und dem Zellsaft vermindern. Es wird demzufolge die zur Plasmolyse erforderliche Concentration der Salzlösung, nach Einwirkung eines Giftes, bei allmähliger Zunahme höher liegen, als beim plötzlichen Einbringen in

die fertige Lösung. Umgekehrt beweist ein solcher Unterschied der fraglichen Concentrationen, dass das Protoplasma für das Salz permeabel geworden ist, während es weder den Farbstoff des Zellsaftes noch auch die übrigen Inhaltsbestandtheile der Vacuole entweichen lässt.

In einer ersten Versuchsreihe liess ich die Concentration des neutralen Salzes in vier bis fünf Stunden von Null bis wenig über die niedrigste, zur Plasmolyse erforderliche Grenze steigen, indem ich in der S. 583 beschriebenen Weise das Salz aus einer Diffusionszelle dem Wasser, in welchem die Präparate lagen, zuströmen liess. Diese Zellen waren in allen Versuchen von derselben Grösse; ihre aus Pergamentpapier gebildete Membran hatte stets einen Durchmesser von 5,5 cm. Das Volum der äusseren Flüssigkeit, welche anfangs stets destillirtes Wasser war, war in allen Versuchen 100 CC, die Flüssigkeit bildete in den flachen Schalen eine etwa 1 cm hohe Schicht, in der die Präparate möglichst weit von der Membran des Diffusionsgefässes entfernt lagen. Das Herausnehmen der an einem Pferdehaar befestigten Präparate und der zur Titration erforderlichen Proben geschah in der oben (S. 583) mitgetheilten Weise.

Es wurden zu diesem Versuche die Oberhautzellen der Blattscheide von Curcuma rubricaulis und der neben dem breiten Hauptnerven liegenden Theile der Blattunterseite von Tradescantia discolor gewählt, und zwar lag für beide Blätter die plasmolytische Grenzlösung ungefähr bei 0,15 Aeq. der beiden benutzten Salze, welche unter sich isotonisch sind. In diesen beiden Lösungen wurden von jeder Art in $1\frac{1}{2}$ Stunden etwa die Hälfte der Zellen eines jeden Präparates plasmolysirt, in 0,1 Aeq. trat keine, in 0,2 Aeq. in allen Zellen Plasmolyse ein. Es galt also, die Concentration der äusseren Lösung soweit steigen zu lassen, bis jene Grenze gerade erreicht, oder doch nur um ein Geringes überschritten war.

In die Tabelle habe ich aus den von Zeit zu Zeit vorgenommenen Gehaltsbestimmungen und mikroskopischen Prüfungen nur je eine aufgenommen, und zwar je die erste, bei der die beim plötzlichen Eintauchen zur Plasmolyse erforderliche Concentration erreicht oder überschritten war. Die Dauer der Versuche bis zu diesem Augenblicke ist in der fünften Spalte aufgeführt worden. In der letzten Spalte bedeutet nach S. 551 3,4 , dass die Hälfte der Zellen, 3 dass sie sämmtlich plasmolysirt waren.

Tabelle über den Einfluss einer allmähligen Zunahme der Concentration von neutralen Salzlösungen auf die Plasmolyse.

Arten.	Salz.	Inhalt der Diffusionszelle		Versuchsdauer in Stunden.	Erreichte Concentration in Aeq.	Grösse der Prot.am Ende
		Vol. in CC	Conc. in Aeq.			
Curcuma rubricaulis I	NaCl	200	0,5	5	0,14	3,4
II	NaCl	100	1,0	4	0,18	3
III	KNO_3	200	0,5	5	0,18	3
Trandescantia discolor I	NaCl	100	1,0	4	0,18	3
II	KNO_3	200	0,5	5	0,18	3

In einer zweiten Reihe versuchte ich das Eindringen des Salzes noch langsamer zu machen. Ich habe dazu in die weite, aber nur etwa 200 CC fassende Diffusionszelle eine mit derselben Lösung gefüllte Literflasche umgekehrt eingetaucht; es hatte diese Einrichtung den Vortheil, dass die Concentration der Lösung niedrig gehalten werden konnte und dass dennoch der Druck auf die Membran nicht durch das grössere Volum der Lösung vergrössert wurde. Ich benutzte übrigens dieselben Diffusionszellen und genau dieselbe Einrichtung wie in dem vorigen Versuch. Auch das Material war dasselbe und die dortigen Angaben über die plasmolytische Grenzlösung gelten also auch für diesen Versuch. Beide Reihen wurden im Januar 1882 ausgeführt.

Die Resultate enthält die folgende Tabelle. Das Volum der Lösung in der Diffusionszelle war in allen Versuchen 1400 CC, ihre Concentration stets 0,25 Aeq. Das Volum der äusseren Flüssigkeit, welche anfangs destillirtes Wasser war, war 100 CC, die Versuche dauerten sämmtlich 20 Stunden, die in dieser Zeit erreichte Concentration der äusseren Lösung ist in die dritte Spalte, der gleichzeitig beobachtete Grad der Plasmolyse in die vierte Spalte eingetragen. Am Ende des Versuches wurden einige CC der äusseren Flüssigkeit in der Nähe der Präparate entnommen und mit frischen Schnitten beschickt; diese zeigten nach $1^1/_2$ Stunden den in der letzten Spalte verzeichneten Grad der Plasmolyse (3 = alle Zellen plasmolysirt).

Tabelle über den Einfluss einer äusserst langsam steigenden Concentration von neutralen Salzlösungen auf die Plasmolyse.

Arten.		Salz.	Erreichte Conc. in Aeq.	Grösse der Protoplaste am Ende.	Grösse der Protoplaste in der Controle.
Curcuma rubricaulis	I	NaCl	0,21	3	3
	II	KNO_3	0,23	3	3
Tradescantia discolor	I	NaCl	0,21	3	3
	II	KNO_3	0,23	3	3

In den beiden Versuchen mit der letzteren Art waren in jedem Präparate, sowohl des Haupt- als des Controleversuchs, einzelne Zellen ohne Plasmolyse geblieben.

Die mitgetheilten Versuche zeigen ohne Weiteres, dass die zur Plasmolyse erforderliche niedrigste Concentration von der Geschwindigkeit der Einwirkung des Salzes völlig unabhängig ist. Zumal in der zweiten Versuchsreihe, wo erst in zwanzig Stunden ein Gehalt von 0,21—0,23 Aeq. (etwa 1,3 pCt. NaCl und 2,2 pCt. KNO_3) erreicht wurde, ist dieses Resulat besonders schlagend. Neutrale Salze lassen die Protoplaste also in so kurzer Zeit nicht in merklicher Menge durch.

Als Controle zu den vorstehenden Versuchsreihen habe ich nun gleichzeitig mit denselben Objecten und denselben Salzen einige weitere Versuche nach der beschriebenen Methode angestellt, in denen aber durch den Zusatz einer giftigen Substanz das äussere Protoplasma permeabel gemacht worden war. Als Gifte benutzte ich theils Basen, theils Säuren. Wie zu erwarten, ergaben diese Experimente ganz andere Resultate wie die mit den neutralen Lösungen.

Von meinen in dieser Richtung mit Basen gemachten Versuchen führe ich als Beispiel den folgenden an: Eine Diffusionszelle mit einer Membran aus Pergamentpapier von 5 cm Durchmesser hing in einer flachen Schale mit 100 CC Wasser, welches 0,025 Aeq. Ammoniak enthielt. In die Zelle brachte ich 100 CC einer Lösung von Kalisalpeter, welche durch Zusatz von Ammoniaklösung auf denselben Gehalt an Base gebracht war, als die äussere Flüssigkeit.

Eine möglichst kleine Glasglocke bedeckte den ganzen Apparat und verhinderte das Entweichen des Ammoniaks; eine Controle am Ende des Versuchs bestätigte, dass die Basicität sich nicht merklich verändert hatte. In die äussere Flüssigkeit wurden mehrere Präparate von Tradescantia discolor gebracht, das grösste war an einem Pferdehaar befestigt und wurde viermal herausgenommen und untersucht, in keinem Falle zeigte sich auch nur eine Spur von Plasmolyse. Gleichzeitig mit diesen vier Beobachtungen wurde die Concentration der äusseren Lösung bestimmt. Sie erreichte $3^1/_2$ Stunden nach Anfang des Versuchs 0,27 Aeq., zwei und eine halbe Stunde später 0,37 Aeq., noch zwei Stunden später 0,42 Aeq. und nach 22 Stunden 0,52 Aeq. (5,2 pCt.). Jetzt wurde der Versuch als abgeschlossen betrachtet, in sämmtlichen Präparaten waren noch alle Zellsäfte schön blau (statt violett) gefärbt und ohne Spur von Plasmolyse. Fünf und eine halbe Stunde nach Anfang des Versuches, als die Concentration also noch nicht 0,37 Aeq. erreicht hatte, wurde eine Probe aus der äusseren Flüssigkeit herausgenommen und mit frischen Präparaten beschickt. Diese zeigten nach einer halben Stunde die Protoplaste bis auf etwa die Hälfte des Zellenraumes contrahirt.

Ich folgere also: durch geringen Zusatz von Ammoniak gelingt es, die zur Plasmolyse erforderliche Concentrationsgrenze des Salpeters, bei langsam zunehmendem Gehalte, ganz bedeutend zu erhöhen. Dadurch ist aber bewiesen, dass das Ammoniak die Protoplaste in hohem Maasse für das Salz permeabel macht.

Zu den Versuchen mit freien Säuren als Giften benutzte ich vorzugsweise die rothen Oberhautzellen aus der Blattscheide von Curcuma rubricaulis, im Uebrigen aber wurden sie mit denselben Apparaten und in jeder Hinsicht in derselben Weise angestellt, wie die soeben beschriebenen. Die äussere Lösung war auch hier stets 100 CC destillirtes Wasser, die Säure wurde aber mit dem Salze in die Diffusionszelle gebracht und strömte also den Präparaten nur langsam zu. Volumen und Zusammensetzung der in die Diffusionszellen gebrachten Lösungen sind in den Tabellen am Kopfe jedes einzelnen Versuches eingetragen.

Da es in diesen Versuchen stets ganz besonders wichtig ist, zu zeigen, dass in keinem Augenblicke eine Plasmolyse stattgefunden

hat, so habe ich für jeden Versuch fünf verschiedene mikroskopische Beobachtungen mit den zugehörigen Bestimmungen des Gehalts an freier Säure und an Salz mitgetheilt. Gleichzeitig mit der vierten Beobachtung, also 8½ Stunden nach Anfang des Versuchs wurde aus jedem Versuch eine Probe der äusseren Flüssigkeit in der Nähe der Präparate vorsichtig herausgenommen, in ein Uhrgläschen gebracht und mit frischen Präparaten desselben Pflanzentheiles beschickt. Das nach einer halben Stunde erhaltene Resultat ist jedesmal in der letzten Zeile verzeichnet.

Im dritten Versuch wurde in die Diffusionszelle eine kleinere, mit Pergamentpapier verschlossene und mit festem Chlornatrium angefüllte Zelle aufgehängt, um den Verlust an Salz in der grösseren Zelle allmählig zu ersetzen; es wurde dadurch am Ende des Versuchs eine grössere Concentration der äusseren Flüssigkeit erreicht, als sonst der Fall gewesen sein würde.

Die Concentration ist nach Aequivalenten angegeben (0,1 Aeq. KNO_3 = 1,01 pCt.; 0,1 Aeq. NaCl = 0,585 pCt.); der Grad der Plasmolyse durch die Zahlen 2, 3 und 4, welche anweisen, dass die Protoplaste 2, 3 oder 4 Viertel des Zelllumens erfüllen (vgl. S. 551). Jedes Präparat enthielt mehrere Hunderte von Zellen, diese wiesen aber fast ohne Ausnahme denselben Grad von Plasmolyse auf.

Tabelle über den Einfluss der allmähligen Zunahme der Concentration der Salz- und Säurelösungen auf die Plasmolyse von Curcuma rubricaulis.

I. Salpeter und Salpetersäure.

Zeitpunkte der Beobachtungen nach Anfang der Versuche.	Versuch I. Inhalt der Zelle: 1 Aeq. KNO_3 + 0,2 Aeq. HNO_3 200 CC			Versuch II. Inhalt der Zelle: 0,5 KNO_3 + 0,2 HNO_3 100 CC.		
	KNO_3	HNO_3	Grösse d. Prot.	KNO_3	HNO_3	Grösse d. Prot.
2 Stunden	0,17	0,08	4	0,10	0,08	4
5 "	0,27	0,11	4	0,17	0,11	4
6 "	0,43	0,13	4	0,21	0,12	4
8.30 "	0,58	0,14	4	0,23	0,12	4
20.15 "	0,64	0,14	4	0,25	0,13	4
Controle bei halbstündigem Aufenthalt in:	0,58	0,14	2	0,23	0,12	3

II. Kochsalz und Salzsäure.

Zeitpunkte der Beobachtungen nach Anfang der Versuche.	Versuch III. Inhalt der Zelle: 1 Aeq. NaCl + 0,2 HCl 200 CC.			Versuch IV. Inhalt der Zelle: 1 Aeq. NaCl + 0,2 HCl 100 CC.		
	NaCl	HNO_3	Grösse d. Prot.	NaCl	HCl	Grösse d. Prot.
2 Stunden	0,14	0,09	4	0,10	0,07	4
5 „	0,21	0,13	4	0,17	0,09	4
6 „	0,37	0,15	4	0,28	0,10	4
8.30 „	0,51	0.15	4	0,34	0,10	4
20.15 „	0,74	0,15	4	0,45	0,10	4
Controle bei halbstündigem Aufenthalt in:	0,51	0,15	2	0,34	0,10	2

Die Tabellen zeigen, dass beim langsamen Zufliessen der sauer gemachten Salzlösungen auch bei solchen Concentrationen des Salzes keine Plasmolyse stattfindet, welche viel höher liegen als die beim plötzlichen Einbringen dazu erforderliche Grenze. Die Säure macht die Protoplaste somit permeabel für die Salze.

Eine Wiederholung desselben Versuches mit weniger Salzsäure (0,1 Aeq. HCl und 1,0 Aeq. NaCl) gab dasselbe Resultat. Nach 18 Stunden zeigten die Oberhautzellen der Curcuma in einer Lösung von 0,56 Aeq. NaCl und 0,07 Aeq. HCl keine Spur von Plasmolyse.

Eine Wiederholung mit einer Mischung von neutralem oxalsaurem Kali und freier Oxalsäure, also mit saurem oxalsaurem Kali, unter denselben Versuchsbedingungen angestellt, gab gleichfalls dasselbe Resultat. Nach 23 Stunden war die Acidität der äusseren Lösung 0,22 Aeq., ihr Gehalt an Kali 0,24 Aeq., also der Gesammtgehalt an saurem oxalsaurem Kali 0,46 Aeq., ohne dass weder vorher noch jetzt eine Spur von Plasmolyse in den Zellen der Curcuma rubricaulis zu entdecken gewesen wäre. Beim plötzlichen Einbringen frischer Schnitte in diese Lösung zeigte sich die Plasmolyse schon nach einer halben Stunde in allen Zellen, ebenso in einer neutralen Lösung von 0,25 Aeq. oxalsaurem Kali, also demselben Gehalt an neutralem Salz wie die in dem Hauptversuch

erreichte. Dagegen war eine 0,2 Aeq. enthaltende Lösung freier Oxalsäure nicht im Stande, die Zellen zu plasmolysiren.

Somit erhöht auch Oxalsäure die Permeabilität der Protoplaste, indem sie diese langsam tödtet, für oxalsaures Kali, wenn auch selbstverständlich in viel schwächerem Grade wie Salzsäure für Kochsalz oder Salpetersäure für Salpeter. Hier, wie bei allen früheren Versuchen dieses Paragraphen blieb das Protoplasma während der ganzen Versuchsdauer impermeabel für den Farbstoff des Zellsaftes.

Wenn man die Diffusionsapparate und das damit unvermeidlich verbundene Titriren der Flüssigkeiten umgehen will, so kann man die Zunahme der Concentration dadurch bewirken, dass man die Präparate nach und nach in Lösungen höherer, mit geringen Differenzen steigender Concentration bringt. Nach dieser Methode habe ich mehrfache Versuche und zum Theil mit günstigem Erfolg angestellt, aber dennoch kann ich sie nicht empfehlen, da der häufige Wechsel der Flüssigkeiten für die Präparate meist in hohem Grade schädlich ist.

Die in diesem Paragraphen mitgetheilten Versuche bestätigen also, nach einer neuen Methode:

1. dass gesunde Protoplaste auch für rasch diffundirende Salze wie Kalisalpeter und Chlornatrium, wenn diese als plasmolytische Reagentien angewandt werden, nicht merklich permeabel sind;
2. dass die durch Säuren oder Basen veränderten, aber für Farbstoffe noch nicht permeablen Protoplaste (resp. ihre Vacuolenwände) diese Salze in kurzen Zeiten in ansehnlicher Menge durch sich hindurchgehen lassen.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXI.

Spirogyra nitida.

Sämmtliche Zellen aus einer Aquariumcultur genommen und in zehnprocentiger, mittelst Eosin schwach roth gefärbter Kalisalpeterlösung untersucht. Die gestorbenen Chlorophyllbänder haben sich mit dem Farbstoffe braun, das todte

Protoplasma roth gefärbt, während der Zellenraum, ausserhalb des Protoplasten, durch die eingedrungene Lösung blass tingirt, und mit zahlreichen feinen roth gewordenen Körnchen, welche aus dem gestorbenen Protoplasma herausgetreten sind, erfüllt sind. Die farblosen Blasen sind die von ihrer lebendigen Wandung umschlossenen Vacuolen. Die Chlorophyllbänder waren in dieser Cultur steil gewunden, sehr blass grün gefärbt, unscharf berandet und äusserst reich an grossen und kleinen Stärkekörnern. 310/1. In allen Figuren bedeutet:

v = Vacuole.

p = Protoplasma.

Fig. 1. Normale Plasmolyse nach halbstündiger Einwirkung des Salzes. Der ganze Protoplast hat sich zu einem ellipsoidischen Körper zusammengezogen, in welchem man deutlich den Zellkern und die Amylonkerne sieht. Farbstoff ist nicht eingedrungen und feinkörnige Substanz nicht ausgetreten. Von den zahlreichen feinen Fäden, welche das Protoplasma an die Wand verbinden, sind nur einige in die Zeichnung eingetragen.

Fig. 2. Eine ähnliche Zelle nach mehrstündiger Einwirkung. Das äussere Protoplasma und die Chlorophyllbänder sind gestorben, mehr weniger contrahirt und haben Farbstoff aufgespeichert. Die Vacuole tritt in Folge jener Contraction etwas hervor; ihre Wandung und ihr Inhalt sind ungefärbt, erstere glatt und sichtlich gespannt.

Fig. 3. Aehnlicher Zustand, das Protoplasma stärker contrahirt, wodurch die Vacuolen mehr heraustreten.

Fig. 4. Eine Vacuole völlig herausgetreten.

Fig. 5. Zwei Vacuolen aus dem Protoplasma isolirt.

Fig. 6. Aehnlicher Zustand, aber das Protoplasma völlig contrahirt und desorganisirt; die Chlorophyllkerne stark aufgequollen. An der unteren Vacuole haftet äusserlich noch todtes Protoplasma.

Fig. 7. Eine beim Präpariren geknickte Zelle, nachdem sie behufs des Zeichnens wieder nahezu gerade gebogen war. *A* sofort nach dem Geradestrecken. *B* während des Zeichnens von *A* war die Vacuole *β* allmählig ausgestossen und endlich völlig befreit worden.

Fig. 8. Das Protoplasma ist während der ersten Einwirkung des Salzes gestorben und hat sich dabei nicht contrahirt. Hautschicht und Chlorophyllbänder noch in der normalen Lage. Die Wandungen der Vacuolen sind aber lebendig geblieben, haben sich stark contrahirt und innerhalb des todten Protoplasma isolirt; sie haben nahezu Kugelform angenommen und wehren dem Farbstoff den Durchgang völlig.

Fig. 9. Das Protoplasma ist bei der ersten Einwirkung des Salzes gestorben und hat sich dabei ein wenig contrahirt. Die Vacuolenwandungen sind lebendig geblieben und haben sich viel später contrahirt.

Fig. 10. Aehnlicher Zustand. Contraction des Protoplasten etwas stärker.

Fig. 11. Aehnliche Zelle nach mehrstündigem Aufenthalt in der Lösung unter dem Deckglas. Die Wandungen der Vacuolen sind gestorben und haben sich etwas dunkler gefärbt als das übrige Protoplasma.

Tafel XXII.

In sämmtlichen Zellen bedeutet:

k = Zellkern.
v = Vacuole.

Die Präparate sind, mit Ausnahme der Fig. 10, in 10 pCt. Kalisalpeter plasmolysirt und mit Eosin gefärbt.

Fig. 1. Vallisneria spiralis. 230/1. Längsschnitt aus dem Parenchym eines Blattes in eosinrother zehnprocentiger Kalisalpeterlösung. In der Zelle A hat sich das Protoplasma normal contrahirt und ist lebendig geblieben. In B ist die Hautschicht des Protoplasma nicht contrahirt, aber gestorben; Zellkern und Chlorophyllkörner liegen noch der Wand dicht an, sind aber vom Eosin gefärbt. Die Vacuolen sind zu grösseren und kleineren ungefärbten Kugeln mit glattem Umriss contrahirt.

Fig. 2. Hyacinthus orientalis. 310/1. Zellen aus der Oberhaut eines Zwiebelschuppen in derselben Lösung. Protoplasma todt, aber nicht contrahirt, Kern dunkelroth. Zahlreiche Vacuolen in jeder Zelle, farblos und meist kugelförmig.

Fig. 3. Lomaria zamioides. 310/1. Zelle aus der Epidermis der Blattoberseite. Das Eosin nicht ausgewaschen. Normale Plasmolyse, der aber der Tod des äusseren Plasma bald folgte. Zellkern und Chlorophyllkörner vom Eosin tief gefärbt. Vacuole ungefärbt.

Fig. 4. Tradescantia virginica. Zelle aus dem Haar eines Staubfadens aus einer noch geschlossenen Blüthe, in eosinrother zehnprocentiger Salpeterlösung. Protoplasma und Kern todt, ersteres ohne Contraction. Die Vacuole hat sich zu einer kugelförmigen Blase mit tiefblauem Inhalt zusammengezogen.

Fig. 5. Ilex Aquifolium. 310/1. Eine Zelle aus dem Fruchtfleische. Die Hautschicht nicht contrahirt, die Farbstoffkörner wandständig. Eine grössere und zahlreiche kleinere farblose Vacuolen haben sich im Innern contrahirt.

Fig. 6. Tradescantia discolor. 310/1. Zwei Zellen aus der violetten Oberhaut der Blattunterseite. Das Eosin wurde vor dem Zeichnen ausgewaschen. Die Protoplaste sind contrahirt, in B noch durch zahlreiche feine Fäden mit der Zellhaut verbunden. Protoplasma und Zellkern roth gefärbt. Der Inhalt der Vacuolen ist dunkelviolett und hat offenbar von seinem Farbstoff noch nichts verloren.

Fig. 7. Agave americana. 310/1. Eine Zelle aus der nächsten Umgebung eines Gefässbündels im Blattparenchym. Das Eosin nicht ausgewaschen. Das Protoplasma hat sich contrahirt, ist aber mit sammt dem Kern gestorben und gefärbt; die Vacuole kugelförmig und farblos.

Fig. 8. Hydrocharis Morsus Ranae. Theil eines in 10 pCt. Salpeter liegenden Wurzelhaares. Das äussere Protoplasma ist gestorben und durch Eosin gefärbt; es hat sich ein wenig contrahirt. Die Vacuole hat sich in zahlreiche Theile gespalten, deren drei in der Figur sichtbar sind; sie sind meist kugelförmig, mit glatter Oberfläche und vom Eosin nicht gefärbt.

Fig. 9. Pachyphytum bracteatum. 160/1. Zelle aus dem Blattparenchym. Die Hautschicht ist nicht contrahirt, Kern und Chlorophyllkörner noch wandständig, aber vom Eosin gefärbt. Die Vacuole ist zu einer farblosen Kugel contrahirt.

Fig. 10. Allium Cepa. 310/1. Längsschnitt aus dem Parenchym eines blatttragenden Zwiebelschuppen. Zellen mit normaler Plasmolyse in 25procentiger Rohrzuckerlösung (isotonisch mit 5 pCt. KNO_3) im optischen Durchschnitt. Das äussere Protoplasma und der Zellkern noch lebendig, vom Eosin nicht gefärbt. Die Hautschicht hat Kugelform und ist somit stärker gespannt als die Wand der Vacuole; der Kern ragt in diese letztere hinein.

Fig. 11. Allium Cepa. 310/1. Aehnliche Zellen wie in der vorigen Figur, jedoch in zehnprocentiger Salpeterlösung. Das Eosin war ausgewaschen. Anfangs normal plasmolysirt, aber Zellkern und Protoplasma bald gestorben und dunkel gefärbt; die Vacuolen noch kugelförmig, farblos und mit gespannter Wandung.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Tradescantia discolor. 180/1. Eine Zelle der violetten Epidermis der Blattunterseite.

A. Nach 1½stündigem Aufenthalt in einer Salpeterlösung von 0,4 Aeq. Zellsaft von normaler Farbe. Aeusseres Protoplasma und Kern lebendig. Jetzt wurde unter dem Mikroskop eine gleich starke Salpeterlösung, welche ausserdem 0,1 Aeq. Salpetersäure enthielt, zugesetzt.

B. Dieselbe Zelle, 4 Minuten nach angefangener Wirkung der Säure. Kern todt, contrahirt, Zellsaft roth. Die Vacuole dehnt sich aus. Ihre Grösse nach 6, 7, 11 und 18 Minuten ist durch unterbrochene Linien angegeben.

C. Dieselbe Zelle, 20 Minuten nach angefangener Wirkung der Säure. Der Kern hat sich mit dem Farbstoff der umliegenden jetzt gestorbenen Zellen roth gefärbt. Gleich nachdem die Zeichnung fertig war, platzte die Wand der Vacuole, stiess ihren Inhalt aus und schrumpfte zusammen.

D. Dieselbe Zelle, fünf Minuten später, völlig entfärbt und mit zusammengeschrumpftem Inhalt.

Fig. 2. Beta vulgaris rubra. Zelle aus dem rothen Parenchym der fleischigen Wurzel, in 10 pCt. Chlornatrium unter dem Mikroskop langsam erwärmt.

A. Bei 36° C. bildeten sich auf dem vorher glatten Aussenrande des kugelig contrahirten Protoplasten hyaline Ausstülpungen.

B. Gleich nachher bildete sich bei a eine, vom rothen Zellsaft gefüllte, etwas grössere, dünnwandige Ausstülpung, welche an ihrem Gipfel bald platzte, worauf der Protoplast sich stossweise contrahirte und den Zellsaft ausstiess. Die punktirte Linie weist den Umfang des Protoplasten nach der Contraction an.

Fig. 3. Curcuma rubricaulis. 230/1. Zellen aus der rothen Oberhaut der Blattscheide in Salpeterlösungen, nach 1—2stündiger Einwirkung.

A. In 0,12 Aeq. KNO_3. Keine Plasmolyse.

B. In 0,13 Aeq. KNO_3. Alle Zellen schwach plasmolysirt.

C. In 0,14 Aeq. KNO_3. Stärkerer Grad der Plasmolyse.

Fig. 4. Spirogyra nitida. 310/1. Eine Zelle, welche sechs Tage in zehnprocentiger Salpeterlösung verweilt hat und nachher in dieser Lösung mit Eosin gefärbt wurde. Das Protoplasma ist längst contrahirt und gestorben, die Vacuole ist zum Theil ausgetreten und beim langsamen Tode völlig erstarrt, ohne jegliche Contraction. Beim Präpariren wurde die Vacuolenwandung durch einen Druck auf die Zellhaut derart verletzt, dass sie einen Riss bekam. Man sieht die doppelte Contour dieses Organes.

Fig. 5. Tradescantia discolor. 180/1. Zellen aus der violetten Oberhaut der Blattunterseite, nach fünftägigem Aufenthalt in einer Rohrzuckerlösung von 10 pCt. Hautschicht und Kern gestorben, die Wand der Vacuole noch impermeabel für den Farbstoff des Zellinhalts.

A. B. C. Die Vacuolen haben kleine Ausstülpungen hervorgetrieben, ihre Wand ist mehr weniger runzlig.

D. E. Die Hautschicht in Fetzen zerrissen, welche Einschnürungen (a) in der noch gespannten Wand der Vacuolen bewirkten. D mit drei, E mit einer derartigen Einschnürung.

Die Figur ist insoweit schematisch, als die fünf Zellen nicht neben einander, sondern im Präparat zerstreut lagen.

Fig. 6. Tradescantia discolor. 230/1. Eine Zelle aus demselben Gewebe, welche aus 0,5 Aeq. Chlorcalcium nach einer Stunde in eine Lösung von 0,5 Aeq. Chlorcalcium + 0,1 Aeq. Salzsäure übertragen war und drei Stunden später gezeichnet wurde. Der violette Zellsaft von der Säure roth gefärbt. Die Vacuole hat blasige Ausstülpungen gebildet, welche eine glatte gespannte Oberfläche haben. Zellkern und Hautschicht gestorben, mit runzeliger Oberfläche.

Fig. 7. Tradescantia discolor. 180/1. Zwei Zellen aus demselben Gewebe nach 14tägigem Aufenthalt in Rohrzuckerlösung von 5 pCt. Man sieht die todten Zellkerne. Die Vacuolen mit unregelmässig faltiger Wand, ihr Inhalt in A dunkelviolett, in B nur noch blassviolett.

Tafel XXIV.

Spirogyra nitida.

Vergrösserung von Fig. 1—4 und 7: 180/1, von Fig. 5, 6 und 8: 230/1.
v = Vacuole.
k = Zellkern.

Fig. 1. Eine Zelle in 10 pCt. Salpeterlösung.

A. Wenige Minuten nach angefangener Einwirkung des Salzes hat sich die Vacuole als Ganzes aus dem gestorbenen äusseren Protoplasma befreit. Sie ist farblos und mit gespannter Wandung, das übrige Protoplasma ist stark contrahirt, grün.

B. Die Vacuole hat sich getheilt.

C. Dieselbe Zelle. Die beiden Hälften haben sich abgerundet.

Fig. 2. Eine Zelle aus einer schlecht beleuchteten Cultur. Normale Plasmolyse in 10 pCt. Salpeterlösung.

Fig. 3. Eine Endzelle aus derselben Cultur, welche in 0,00002 Aeq. Quecksilberchlorid gestorben war. Das Protoplasma hat sich ein wenig contrahirt und grössere und kleinere Falten gebildet.

Fig. 4. Osmiumsäure-Präparat. Eine Zelle, in 10 pCt. Salpeterlösung gebracht. Das äussere Protoplasma ist gestorben und nur wenig contrahirt. Die Vacuole hat sich in vier Kugeln getheilt, von denen die beiden oberen noch durch einen hohlen Strang verbunden sind. In diesem Moment war die Zelle mittelst Osmiumsäure fixirt. Der gerbstoffhaltige Zellsaft war mit tiefschwarzer Farbe in dichten Körnern niedergeschlagen worden.

Fig. 5. Gerbstoffreaction. Einer in 10 pCt. Salpeterlösung plasmolysirten Zelle, deren Protoplast gestorben und contrahirt war, deren beide Vacuolen noch lebten, wurde Eisenchlorid zugesetzt. Nach einiger Zeit drang diese in die Vacuolen ein und gab daselbst mit dem Gerbstoff des Zellsaftes einen blauen Niederschlag.

Fig. 6. Gerbstoffreaction. Eine Zelle in 10 pCt. Salpeterlösung, welche essigsaures Eisen enthielt. Das Protoplasma contrahirte sich und starb, die Vacuole zog sich zu zwei glänzenden farblosen Kugeln zusammen. Jetzt wurde das Präparat unter dem Mikroskope langsam erwärmt, bis die eine Vacuole (v') an zwei Stellen platzte. Vor den Rissen entstand ein dichter dunkelblauer Niederschlag von gerbsaurem Eisen. Die Vacuole contrahirte sich ein wenig. Die andere Vacuole v war während des Zeichnens noch lebendig.

Fig. 7. Eine Zelle in 10 pCt. Salpeterlösung normal plasmolysirt: A. Man sieht zwei Vacuolen durch einen grünen Plasmastrang verbunden. Jetzt wurde die Zelle unter dem Mikroskop langsam und vorsichtig erwärmt, ohne die Temperaturgrenze des Lebens zu erreichen. Der Plasmastrang contrahirte sich langsam und erreichte in etwa fünf Minuten den in B abgebildeten Zustand.

Fig. 8. Eine Zelle in 10 pCt. Salpeterlösung. Zwei Vacuolen haben sich vom grünen gestorbenen Plasma völlig isolirt; stellenweise haften ihnen äusserlich noch Reste gestorbenen Plasmas an. Zwei andere Vacuolen sind zum Theil im todten Protoplasten verborgen.

A. Nach einstündigem Aufenthalt in der Salpeterlösung.

B. Dieselbe Zelle. Die Salpeterlösung unter dem Mikroskop mit Wasser ausgesüsst. Ich sah die beiden grösseren Vacuolen platzen und zusammenschrumpfen und zeichnete sie, nachdem die Contraction beendet war. Die beiden kleineren Vacuolen völlig verschwunden, ihre Reste im todten Protoplasma verborgen.

Bau und Entwicklungsgeschichte der Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen einiger Cruciferen.

Von

Max Abraham.

Hierzu Tafel XXV u. XXVI.

Der Bau sowohl als auch die Entwicklungsgeschichte der Samenschalen der Pflanzen bieten ein so weites und interessantes Untersuchungsfeld, dass sich trotz der vielen Arbeiten, die wir in der Literatur über diesen Gegenstand verzeichnet finden, noch mannigfaltige Lücken zeigen, die durch Untersuchungen nach anderen Gesichtspunkten hin auszufüllen nothwendig sind.

Die reiche Literatur über den Bau von Samenschalen finden wir in zwei neueren Abhandlungen ziemlich erschöpfend zusammengestellt; einmal bei Lohde [1]) und sodann bei Fickel [2]).

Die Samenschalen der Cruciferen haben von zwei Seiten eingehendere Behandlung gefunden, nämlich von Caspary [3]) und von Sempolowski [4]).

Caspary giebt die Anatomie von zwölf Gattungen dieser

---

1) Lohde: Entwicklungsgeschichte und Bau einiger Samenschalen. Naumburg 1874.

2) Fickel: Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Samenschalen der Cucurbitaceen, in Bot. Ztg. 1876, S. 737.

3) Genera plant. flor. germ. XVII, Bonn 1853.

4) Sempolowski: Beiträge zur Kenntniss des Baues einiger Samenschalen. Leipzig 1874, Inaug.-Diss.

Familie und liefert dabei auch treffliche Querschnitte durch die reife Samenschale. Es werden hier folgende Pflanzen behandelt: Lobularia maritima Desc., Berteroa incana DC., Lunaria biennis Mnch., Erophyla vulgaris DC., Camelina sativa Crntz., Teesdalea nudicaulis R. Br., Iberis amara L., Thlaspi arvense L., Capsella Bursa pastoris Mnch., Lepidium sativum L., Myagrum perfoliatum L., Isatis tinctoria L., Rapistrum rugosum All., Raphanistrum Lampsana Grtn., Raphanus.

Sempolowski hat bei Bearbeitnng der Samenschalen einiger für den Landwirth wichtigen Pflanzen auch einige Cruciferen sowohl nach Bau als auch nach der Entwicklung behandelt. Er zieht folgende Pflanzen in seine Betrachtung: Brassica Napus hiemalis Döll., Camelina sativa Crntz., Lepidium sativum L., Raphanus chinensis oleiferus, Brassica oleracea L., Brassica nigra Koch., Sinapis brassicata, Sinapis alba L. Er giebt eine ziemlich genaue Anatomie und Entwicklungsfolge der verschiedenen Zellschichten, welche die Samenschalen zusammensetzen, beachtet aber weniger die einzelnen Zellen in ihrer Entwicklung, namentlich nicht was deren Verdickungen anbetrifft, in welcher Beziehung besonders die Oberhautzellen der Samen der Cruciferen, wie meine Untersuchungen zeigen werden, einiges Interesse einzuflössen im Stande sind, namentlich diejenigen, welche sich bei Benetzung mit einer Gallerthülle umgeben.

Die anziehende Erscheinung des Aufquellens der Samen von Polemoniaceen (Collomia), Linaceen (Linum usitatissimum), Plantagineen und Anderen, war schon bekannt, als Caspary darauf hinwies, dass auch unter den Cruciferensamen verschiedene vorhanden sind, welche ein ähnliches Verhalten zu Wasser, wie die eben erwähnten, zeigen. Derselbe hat auch über seine Untersuchungen in den Jahren 1852 und 1854 in den Sitzungen der „naturforschenden Freunde“ zu Berlin hierüber Bericht erstattet, ohne dass jedoch etwas Näheres davon in die botanische Literatur gelangt wäre, abgesehen von zwei kleinen Notizen über die Vorträge, die wir in den betreffenden Jahrgängen der botanischen Zeitung wiederfinden [1]).

Seit jener Zeit ist sodann gelegentlich bei Untersuchungen über Schleime der Bau dieser Zellen genauer erörtert worden. So

1) Botanische Zeitung 1852 p. 663 und 1854 p. 390.

giebt Hofmeister[1]) in den Berichten der Akademie zu Leipzig die Anatomie der Oberhautzellen der Samen von Sisymbrium Irio L., Lepidium sativum L., Teesdalea nudicaulis R. Br. und Camelina sativa Crntz.

Ueber die Entwicklung dieser Schleime sind bis dahin noch keine Untersuchungen veröffentlicht. Frank[2]), der sich mit der Entwicklung der Pflanzenschleime beschäftigt hat, erwähnt in seiner Abhandlung nur eine einzige Crucifere, nämlich Teesdalea nudicaulis R. Br. und schildert den Bau der Samenschale, ohne jedoch gerade auf die Bildung des Schleimes genauer einzugehen. Er führt nur an, dass der Verdickung der Zellwand eine Erfüllung der Zelle mit Stärke vorangeht.

Auf Veranlassung meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Caspary, habe ich es unternommen, die Entwicklung der Verdickungen der Zellwände in den Samenoberhautzellen der Cruciferen eingehend zu untersuchen und habe die beiden Sommer der Jahre 1882 und 1883 dieser Arbeit gewidmet. Für die Unterstützung, die mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Caspary, bei dieser Arbeit gewährt hat, sage ich demselben den herzlichsten Dank.

Die Untersuchungen sind ausgeführt mit einem neuen Mikroskop von Seibert & Krafft (jetzt W. & H. Seibert) in Wetzlar und standen mir die Objective II, V und VII, letzteres mit Immersion, zu Gebote. Die Zeichnungen sind mit einem Apparat aus dem nämlichen Institute entworfen worden.

Ich habe nur diejenigen Wandverdickungen ins Auge gefasst, welche eine starke Differenzirung in ihren Schichten erkennen lassen, welche, mit anderen Worten, secundäre, tertiäre Verdickungen in sich unterscheiden lassen.

Die Cruciferen bieten bei der Untersuchung der Entwicklung ihrer Blüthentheile den Vortheil, dass man an einer vorgeschritteneren Pflanze Blüthen und zugleich auch Früchte und alle die dazwischen liegenden Stadien anzutreffen vermag.

Nachdem ich mich über den Bau der Oberhautzellen des reifen

---

1) Berichte der Königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig, Math.-phys. Cl. 1858.

2) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik V.

Samens genau orientirt hatte, verfolgte ich zunächst die Samen von den ältesten Früchten ausgehend nach den Blüthen zu und dann untersuchte ich, gleichsam zur Controlle, die Entwicklungsstadien noch einmal in ihrer wahren Folge von den jüngeren zu den älteren Früchten herabsteigend. Sodann suchte ich jedes Stadium ausser in der Querschnittsansicht (d. h. an Schnitten, die durch den Samen gelegt sind) auch auf Flächenansichten (diese erhält man durch Ablösen der Oberhaut von den darunter gelegenen Zellschichten) zur Anschauung zu bringen. Die Flächenansicht liess sich in jüngeren Früchten, da hier Maceration mit Kalilauge nicht anwendbar war, ohne den Inhalt der Zellen, namentlich Stärke, zu zerstören, oft nur mühsam nach längerem Zerzupfen der ganzen Samenschale erhalten. Die Untersuchungen sind unter Alkohol, Glycerin oder Kalilauge in verschiedenen Verdünnungen mit Wasser ausgeführt werden.

Ich werde nun von solchen Oberhautzellen ausgehen, welche bei Benetzung durch Wasser keine merkliche Veränderung erleiden und diesen dann diejenigen folgen lassen, welche sich durch Einfluss von Wasser mit einer deutlichen Gallerthülle umgeben.

Berteroa incana DC. (Taf. XXV, Fig. 1—22.)

Die reifen Samen sind stark zusammengedrückt und bilden fast kreisrunde Scheibchen, die ein wenig gerandet erscheinen. Am Querschnitt durch die Samenschale kann man deutlich 5 Zellschichten unterscheiden. Die Oberhautzellen, die mit einer dünnen Cuticula überzogen sind, variiren in ihrer Grösse, je nachdem sie in der Mitte der Fläche des Samens gelegen sind oder ihre Stelle weiter nach dem Rande des Samens zu einnehmen. Die ersteren haben bei ungefähr derselben Breitenausdehnung eine geringere Höhe als die letzteren. Die Zellen sind fast wasserklar und bis zum vollkommenen Schwund des Zellinhalts verdickt. Als Differenzirung erkennt man in denselben einen der primären innersten Wand der Zelle aufsitzenden Nabel, der sich durch eine durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen von den an ihn angrenzenden inneren und äusseren Verdickungen differente Schicht kennzeichnet. Fig. 21. Dieser Nabel ist in seiner Form höchst mannigfaltig. Oft ist derselbe ganz regelmässig von halbelliptischer Begrenzung, oft jedoch

von höchst unregelmässigem Umriss; ja man sieht denselben bei Querschnittsansicht von höchst verschieden verlaufenden Strängen durchzogen, die dasselbe Lichtbrechungsvermögen besitzen, wie die ihn umgebende Schicht. Diese Durchsetzung des Nabels von Strängen ist jedoch nur scheinbar und allein dadurch bedingt, dass die Umgrenzungsschicht höchst unregelmässig gefaltet ist, was aus Betrachtung der Flächenansicht nach Isolirung der Oberhautzellen von den darunter gelegenen Zellschichten hervorgeht. Fig. 22. Von einer weiteren Differenzirung in diesem Nabel ist nichts erkennbar. Wie bereits bemerkt, kommen neben solchen Zellen, deren Nabel eine derartig buchtige Umgrenzung zeigt, fast in eben derselben Anzahl solche vor, deren Nabel (in der Flächenansicht) vollkommen kreisförmig erscheint. Fig. 18. Da in einem gewissen Entwicklungsstadium des Samens alle Zellen ohne Ausnahme diese letztere Form des Nabels zeigen, so scheint es, dass die in Fig. 17 und 18 gezeichneten Zellen auf dieser Stufe der Entwicklung stehen bleiben, während die anderen (Fig. 22) eine weitere Umwandlung erleiden. Die Zellen am Rande des Samens zeigen stets den in Fig. 21 u. 22 gegebenen Bau, während in den auf der Fläche des Samens gelegenen Zellen die Fig. 17 und 18 vorwalten, sich jedoch auch Partien der anders gebildeten Zellen dazwischen vorfinden. Jod und Schwefelsäure färben, mit Ausnahme der Cuticula, welche gebräunt wird, Alles schön blau und zwar die Umgrenzungsschicht des Nabels dunkler blau, als die übrigen Verdickungen. — Auf die primäre Wandung der Zelle also, deren Aussenseite, d. h. die Seite, die in keiner Verbindung mit anderen Zellen steht, stark cuticularisirt ist, folgen Verdickungen von schwach lichtbrechender Substanz, welche die Flächen der primären Aussen- und Seitenwandungen vollkommen für sich in Anspruch nehmen, die nach dem Innern des Samens gelegene primäre Wand der Zelle jedoch nur in der Peripherie bedecken, während auf dem übrigen, von diesen Schichten frei gebliebenen Theile der Wandung der Nabel sitzt; dieser zeigt in seinem Innern ungefähr das nämliche Lichtbrechungsvermögen, wie die ihn umgrenzenden Schichten, ist von letzteren jedoch durch eine schmale Zone das Licht stärker brechender Substanz getrennt. Fig. 21.

Bevor ich auf die Entwicklung dieser Zellen näher eingehe,

will ich zunächst den Bau der Zellen, welche die übrigen Schichten der Samenschale bilden, kurz betrachten.

Auf die Oberhautzellen folgt nach innen zu eine Zellschicht, aus Zellen bestehend, welche braun gefärbt erscheinen und deren Seitenwandungen, wie die nach dem Centrum des Samens gelegene Wand stark verdickt sind, während ihre an die Oberhaut angrenzende Wand von Verdickungen frei geblieben ist. Die braune Färbung der Zellen ist bedingt durch die Farbe der Zellwand.

Auch die nächte Zellschicht, deren Wände nur wenig, aber gleichmässig verdickt sind, zeigen in ihren Wandungen ein braunes Colorit. Diese letzteren beiden Zellschichten sind es, die dem Samen sein braunes Gepräge verleihen. Der übrige von Verdickungen frei gebliebene Theil der Zelle scheint mit Luft erfüllt zu sein. Darauf folgt eine Schicht von Zellen, die einen körnigen, sich durch Jod gelb färbenden Stoff als Zellinhalt führen, während die Zellen der letzten, innersten Schicht der Samenschale mit Stärke erfüllt sind.

Ich wende mich nun zur Entwicklungsgeschichte der Wandverdickungen in den Oberhautzellen des Samens:

Die Oberhautzellen der Samenknospen aus Blüthen, die nur kürzlich ihre Blumenblätter verloren haben, besitzen eine Breite von 12,5 Mkm und eine Höhe von 9,5 Mkm. Die Zellwand ist ein dünnes Häutchen und der von ihr eingeschlossene Raum ist gleichmässig mit einem feinkörnigen Zellinhalte erfüllt. In letzterem ist meist eine kreisrunde, dunklere, scharf umgrenzte Partie erkennbar, der Zellenkern. Im Innern des Kerns erblickt man noch eine heller erscheinende Stelle, das Kernkörperchen. In weiter vorgeschrittenen Samen haben die Zellen an Grösse zugenommen und enthalten nun schon grössere Körnchen in ihrem Innern, die sich bei Zusatz von Jodlösung durch ihre Blaufärbung als Stärke ergeben. Fig. 1 u. 2. Die Zellen füllen sich nun unter stetem Wachsthum mehr und mehr mit Stärkekörnern. Mit der vollkommenen Erfüllung durch Stärke haben die Zellen auch ziemlich ihre definitive Grösse erreicht (Fig. 3) und es beginnt nun die Ablagerung der Verdickungsschichten auf die primäre Wand, was sich zunächst dadurch bemerkbar macht, dass die Zellen in den Ecken an der äusseren Wandung klar und stärkefrei werden. Fig. 6. Bei vorsichtigem

Zusatz von Jodlösung färbt sich der stärkeführende Theil der Zellen blau, während die äusseren Ecken der Zellen wegen des hier bereits angelegten Zellstoffes sich ungefärbt erhalten, sich jedoch bei Zusatz von verdünnter Schwefelsäure ebenfalls bläuen. Die Verdickungen schreiten nun sowohl nach dem Grunde als auch nach der Mitte der Zelle zu vor, und der Zellinhalt erweist sich bald als ein mit breiter Basis der innersten Wand aufsitzender Cylinder, der sich nach oben zu etwas verjüngt und wölbt. Fig. 8. Doch ist jetzt bereits eine starke Abnahme der Stärke zu bemerken, indem die Körner nicht mehr so dicht neben einander liegen, wie bei Beginn der Ablagerung der Verdickungen, sondern oft schon grössere stärkefreie Stellen zwischen sich lassen. Diese Verringerung der Stärke macht sich, so viel ich darüber habe beobachten können, nur in der Zahl der Körner bemerkbar und nicht etwa derartig, dass die Körner ihrer Zahl nach verbleiben und sämmtlich ihre Grösse verringern. Nun wird man mit Recht fragen, ob es dann nicht möglich gewesen ist, irgend wie corrodirte Stärkekörner in den Zellen zu beobachten. Ich kann darauf nur antworten, dass, so viel ich nach solchen auch ausgeblickt habe, doch nie derartige, an denen sich eine Corrosion bemerkbar gemacht hätte, habe auffinden können. Die Verdickungen gewinnen immer grössere Ausdehnung und dementsprechend wird der Zellinhalt zurückgedrängt, so dass wir endlich nur einen schmalen, vollkommen stärkefreien, der innersten Wand aufsitzenden Cylinder, als Zellinhalt, in der Zelle vorfinden. Fig. 10. Der Umriss des Zellinhalts gegen die ihn umgebenden Schichten ist nicht gradlinig, sondern oft unregelmässig gewellt. Die nächste Veränderung, die die Zelle erleidet, ist die, dass sich um den inneren Cylinder eine Schicht das Licht stärker brechender Substanz bemerkbar macht. Fig. 12. Diese Schicht nimmt mehr und mehr an Ausdehnung zu und zwar theilweise auf Kosten der bereits vorhandenen secundären Schichten und unter gleichzeitigem Verbrauch des noch vorhandenen Zellinhalts. Während bei Beginn der Anlage dieses inneren Zellstoffnabels der Inhalt einen Raum einnahm, der etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ der Breite der Zelle besass, hat der ausgebildete Zellstoffcylinder eine Ausdehnung von $^2/_3$ der Zellbreite. Es ist also unmöglich, dass derselbe etwa durch Auflagerung neuer Schichten auf die bereits vorhandenen secundären Schichten ent-

standen sein kann, sondern dass letztere selbst einen Theil von sich zur Bildung desselben haben hergeben müssen. Fig. 15 u. 16.

Während die Vergrösserung des Nabels gegen die secundären Schichten hin unter steter geradliniger Begrenzung vor sich geht, geschieht die Umwandlung des noch vorhandenen Zellinhalts in Verdickungen in höchst unregelmässiger Weise; nicht schichtenförmig, sondern zwischen Partien des Zellinhalts treten Stellen von Zellstoff auf, so dass der innerste Theil des Nabels gewissermaassen durch direkte Umwandlung des Zellinhalts in Zellstoff entsteht. Das Produkt ist jedoch dasselbe, wie das, welches durch Differenzirung aus den bereits vorhandenen Schichten gebildet worden ist und ist auch in dem Nabel keine Grenze der beiden auf verschiedene Weise entstandenen Theile des Nabels gegen einander erkennbar. Durch Jod und Schwefelsäure färbt sich die ganze Zelle mit Ausnahme der Cuticula, welche gebräunt wird, blau. Es fragt sich nun, wofür wir den innersten Theil des Nabels zu erklären haben. Ist es Zellinhalt, der nur in seinen Reactionen (Jod und Schwefelsäure) dem Zellstoff und der aus letzterem gebildeten übrigen Verdickungen entspricht oder ist es Zellwand? Für Zellinhalt würde die höchst unregelmässige Bildung desselben sprechen, indem in Theilen, welche noch deutlich durch Jod und Schwefelsäure braun gefärbt werden, solche auftreten, die mit diesen Reagentien bereits eine Blaufärbung annehmen. Wandverdickungen pflegen stets derartig gebildet zu werden, dass auf die bereits vorhandenen Schichten sich neue auflagern, nicht aber derartig, dass Partien der neu angelegten Verdickungen von den bereits vorhandenen durch Partien von Zellinhalt (durch Jod und Schwefelsäure braun gefärbt) getrennt angelegt erscheinen. Den innersten Theil des Nabels für Zellwand zu erklären, dafür würde einmal die Zellstoffreaction desselben sprechen und dann auch die späterhin vollkommene Uebereinstimmung dieses Theils der Zelle in Lichtbrechungsvermögen, Nüance der Blaufärbung u. s. w. mit den ihn umgebenden regelmässig durch Ablagerung gebildeten Schichten. Beide Ansichten haben ihr Für und Wider. Die Entscheidung für diese oder jene überlasse ich dem geneigten Leser. Soviel geht hieraus jedoch hervor, dass wir nie auf Grund anatomischer Verhältnisse allein zu entscheiden vermögen, ob wir es in derartigen Fällen mit Inhalt oder Zellwand zu thun

haben. Nur die Entwicklungsgeschichte vermag hierüber Aufschluss zu geben. Trotzdem nun kein protoplasmatischer Zellinhalt mehr nachweisbar ist, erleiden die Zellstoffschichten noch weitere Differenzirungen. Es umgiebt sich nämlich zunächst der der inneren Wand aufsitzende Nabel mit einer Schicht, welche das Licht noch schwächer bricht, als die sie umgebenden secundären Schichten. Fig. 17 u. 18. Ob diese hell erscheinende Zone durch Differenzirung der dunkeln Schichten des Nabels oder aus den diesen umgebenden secundären Schichten entsteht, habe ich nicht constatiren können.

In diesem Stadium der Oberhautzellen haben die unter ihnen liegenden Zellschichten noch nicht die braune Färbung, wie wir sie in reifen Samen finden, angenommen. Mit Beginn der Braunfärbung verändert sich das Lichtbrechungsvermögen der verschiedenen Verdickungsschichten der Oberhautzellen. Die den inneren Nabel umgebende bis dahin am hellsten erscheinende Schicht (Fig. 18) erhält nun das stärkste Lichtbrechungsvermögen.

Viele Zellen verharren auf dieser Stufe der Entwicklung bis zur Fruchtreife. Andere dagegen — wie bemerkt, hauptsächlich die am Rande des Samens gelegenen — verändern die Form des Nabels. Es beginnt sich nämlich die den letzteren umgrenzende Schicht zu falten (Fig. 19 u. 20) und der bis dahin auf der Flächenansicht kreisförmig erscheinende Nabel zeigt sich jetzt vielfach gebuchtet und erweist sich in der Flächenansicht oft als schmal und in die Länge gezogen. Fig. 22. Die Form dieser Zellen haben wir schon am Anfang unserer Betrachtung ins Auge gefasst. — Das höchst Eigenthümliche ist nun der Umstand, dass die Zellen, nachdem sie bereits sämmtlichen Zellinhalt verloren haben (wenigstens ist kein protoplasmatischer Zellinhalt erkennbar oder nachweisbar) und nur noch aus Zellstoff bestehen, noch weiterer Differenzirung fähig sind. Doch scheint mir der Faltungsprocess der den inneren Nabel umgrenzenden Schicht vielleicht einfach dadurch bedingt, dass die Schichten des Nabels während der Reifezeit des Samens Wasser abgeben und dass dadurch die Faltung der Umgrenzungsschicht möglich gemacht wird. Würde dieses abgegebene Wasser nach aussen gelangen, so müsste sich nach Eintrocknung ein Zwischenraum zwischen dem inneren Nabel und der ihn umgebenden Schichten,

die sich aller Beobachtung nach im festen Zustand befinden, constatiren lassen. Das ist jedoch nicht der Fall, sondern sämmtliche Verdickungsschichten erfüllen die Zelle continuirlich. Es ist daher nur anzunehmen, dass das von den Schichten des Nabels abgegebene Wasser von den den Nabel umgebenden Schichten aufgenommen wird und dass letztere in demselben Maasse, als der Nabel sein Volumen verringert, sie das Ihrige vergrössern.

Erysimum cheiranthoides L. (Taf. XXV, Fig. 23—39.)

An der Samenschale dieser Pflanze vermag man deutlich fünf Zellschichten zu unterscheiden. Die äusserste Zellschicht, die Oberhautzellen, sind an ihrer Aussenfläche mit einer Cuticula überzogen und sind ebenso wie die von Berteroa bis zum Grunde ohne wahrnehmbaren Zellraum verdickt. Die Oberhautzellen haben in der Richtung des Radius des Samens eine Ausdehnung von 20—25 Mkm und in der Richtung der Tangente eine solche von 25—30 Mkm.

In der Mittelgegend, der primären innersten Wand der Zelle aufsitzend, bemerkt man einen Nabel von stärkerem Lichtbrechungsvermögen, als die ihn umgebenden Schichten. Derselbe ist nie gefaltet wie bei Berteroa, sondern stellt sich in der Flächenansicht in vollkommen kreisförmiger Begrenzung dar. In der Querschnittsansicht gleicht derselbe einem Paralleltrapez, dessen Höhe die Breite überwiegt. Der Nabel ist also ein abgestumpfter Kegel. Fig. 37. Er hat ungefähr $^2/_3$ von der Höhe und über $^1/_3$ von der Breite der Zelle. Schichtung in demselben ist in der Querschnittsansicht nicht zu erkennen, Fig. 37; dagegen erweist sich derselbe von der Fläche des Samens aus gesehen aus 5—6 concentrischen Schichten zusammengesetzt, die abwechselnd ein stärkeres und schwächeres Lichtbrechungsvermögen zeigen. Fig. 38. Durch Jod und Schwefelsäure wird die ganze Zelle mit Ausnahme der auch hier an der Aussenseite vorhandenen Cuticula, die sich bräunt, blau gefärbt, und zwar der Nabel dunkler als die ihn umgebenden Schichten. Die Blaufärbung erfolgt meist erst nach längerer Einwirkung der Säure. Eine Aufquellung der Oberhautzellen des reifen Samens unter Wasser findet nicht statt.

Auf die Oberhautzellen folgen zwei Zellschichton mit braun

gefärbten, jedoch nur wenig verdickten Wandungen; auf diese eine Schicht von Zellen, die mit körnigem Inhalt erfüllt sind, der sich durch Jod bräunt. Die Grenze gegen den Sameninhalt bildet eine Masse, in der man einzelne Zellen nicht zu erkennen vermag.

Die Entwicklung der Verdickungen der Oberhautzellen gleicht in ihren ersten Phasen vollkommen der bei Berteroa. Auch hier sehen wir, dass sich die Zellen vor der Ablagerung der Wandverdickungen allmählich unter stetem Wachsthum mit Stärke erfüllen (Fig. 23 und 24) und dass erst dann, wenn die Zellen ihre definitive Grösse erreicht haben, die Verdickung der Zellwand beginnt, und zwar auch hier von den äusseren Ecken der Zelle aus. Fig. 25. Die Verdickungen schreiten sodann nach der Mitte der Aussenwand der Zelle zu vor und gehen an ihr eher in einander über, als sie den Grund der Zelle erreichen. Fig. 27. Der Zellinhalt nimmt nun unter raschem Schwinden der Stärke und unter Bildung neuer Zellstoffschichten stetig an Grösse ab (Fig. 28 u. 29), so dass derselbe kurz vor der Ablagerung neuer von den bis dahin gebildeten in ihrem Lichtbrechungsvermögen differenten Schichten nur einen schmalen nach oben gewöhnlich spitz zulaufenden stärkefreien Raum darstellt. Fig. 31. Um diesen letzteren legen sich nun die den inneren Nabel der reifen Zellen bildenden Schichten an unter gleichzeitigem Verbrauch des wenigen noch vorhandenen Zellinhalts. Auch hier geht aus den Grössenverhältnissen des vor der Anlage des inneren Zellstoffnabels und des in den reifen Zellen vorhandenen Kegels deutlich hervor, dass derselbe nicht allein nur durch Auflagerung neuer Schichten von innen her auf die bereits vorhandenen secundären entstanden sein kann, sondern dass diese selbst einen Theil von sich zur Bildung des Nabels hergegeben haben müssen. Fig. 32—34, Bemerkenswerth ist nun der Umstand, dass die Schichten des Nabels, wenn sie eine bestimmte Ausdehnung erlangt haben, ein starkes Aufquellungsvermögen unter Wasser zeigen, so dass dadurch sämmtliche Oberhautzellen zerstört werden. Fig. 35. Nach der Aufquellung ist der innere Nabel in seiner Form und Grösse erhalten geblieben und von ihm ausgehend sieht man einen Gallertstreifen von ungefähr derselben Breite, wie der Nabel. Die primären Aussen- und Seitenwandungen sind meist mitgerissen worden und nur geringe Reste der letzteren sitzen der innersten

Wand auf. Fig. 35. Bei Zusatz von Färbemitteln (Eosin oder besser Jod und Schwefelsäure) erkennt man, dass die dunkler gefärbten von den Nabeln ausgehenden Gallertstränge eingebettet sind in einer gleichmässigon heller gefärbten Masse. Der Theil der Zelle um den Nabel, welcher den secundären Schichten entspricht, hat denselben Farbenton angenommen wie die die Gallertstränge mit einander verbindende Masse und ist auch keine Grenze der beiden gegen einander erkennbar. Fig. 36. Es sind also in diesem Stadium der Zelle Schichten vorhanden, die bei Einwirkung von Wasser in einen gallertartigen Zustand überzugehen vermögen. Die ohne Zusatz von Färbemitteln wegen ihres mit Wasser gleichen Lichtbrechungsvermögens nicht sichtbare, durch Eosin sich jedoch hellrosa färbende Gallerte wird von den den Nabel umgebenden Schichten geliefert, während die die letztere Masse durchsetzenden Gallertstränge von den Schichten des Nabels herrühren. Da der Nabel nach der Aufquellung in seiner Form erhalten bleibt, so muss auch noch eine nicht quellbare die beiden Gallerte liefernde Schichten von einander trennende Zellstoffmembran vorhanden sein. Die secundären Schichten zeigen auch bereits vor der Anlage der Schichten des Nabels dasselbe Quellungsvermögen; doch ist dasselbe nicht stark genug, um die Cuticula und die primäre Membran zum Platzen bringen zu können. Nur aus solchen Zellen, die durch das Schneiden verletzt worden sind, erkennt man nach Zusatz von Färbemitteln herausgetretene Gallerte, während die unverletzten Zellen nichts davon zeigen. Es ist daher wohl anzunehmen, dass in älteren Zellen, in denen die Schichten des Nabels bereits angelegt sind, diese durch ihre stärkere Quellbarkeit die Zerstörung der Zelle bedingen und damit auch der secundären Gallerte den Weg bahnen. Durch Jod und Schwefelsäure färbt sich der Nabel und die Gallertstränge dunkelblau, während die von den secundären Verdickungen gelieferte Gallerte einen hellblauen Farbenton annimmt. Auf dem Grunde des inneren Kegels findet sich zu dieser Zeit noch stets etwas Zellinhalt, der durch die oben erwähnten Reagentien gebräunt wird. Fig. 36.

Die Nabel nehmen nun nicht mehr an Grösse zu, nur der auf dem Grunde noch vorhandene Zellinhalt wird unter regelmässiger Auflagerung neuer Schichten nach dem Innern der Zelle zu aufgebraucht. Die Zellen behalten das Aufquellungsvermögen bis etwa

zur Braunfärbung der Samen bei; dann schwindet dasselbe jedoch allmählich und in reifen Samen haben wir davon, wie wir oben bereits gesehen haben, keine Spur. Auch aus verletzten Zellen findet nun kein Austritt von Gallerte statt, so dass sich also sowohl die den Nabel umgebenden, als die dem inneren Nabel angehörenden Schichten in einen quellungsunfähigen Zustand verwandelt haben. Fig. 37 u. 39.

Lepidium ruderale L. (Taf. XXV, Fig. 40—57.)

Die reifen unversehrten Samen dieser Pflanze umgeben sich bei Benetzung mit Wasser mit keiner Gallerte. Bringt man jedoch Schnitte, die man durch den Samen gelegt hat, in Wasser, so umgeben sich dieselben rasch mit einer Gallerthülle, die jedoch erst bei Zusatz von Färbemitteln deutlich wird. Ich erkläre mir dieses verschiedene Verhalten von ganzen Samen und Schnitten dadurch, dass ich annehme, dass die secundären Schichten in einem quellungsfähigen Zustande in der Zelle vorhanden sind, dass jedoch entweder die Quellkraft der Schichten zu gering ist, um die primäre Wand zu sprengen, oder die Cuticula zu undurchlässig ist, um eine Diffusion durch sich hindurch zu gestatten. Nur wenn die primäre Wand zerstört und so das Wasser mit den quellbaren Schichten in Berührung kommt, ist ein Heraustreten der Gallerte möglich.

Diese Gallerte wird also von den Oberhautzellen des Samens geliefert. Dieselben sind äusserlich mit einer derben Cuticula überzogen. Sie haben sowohl in der Höhe als auch in der Breite eine Ausdehnung von 25—30 Mkm, sind also nach allen Richtungen ziemlich gleich ausgedehnt. Die Zellen sind stark verdickt, jedoch nicht bis zum gänzlichen Schwinden des Zellinhalts, wie es bei Berteroa und Erysimum der Fall war, sondern auf dem Grunde der Zelle ist noch stets ein Rest des Zellinhalts übrig geblieben. Fig. 49, welcher von einem Zellstoffnabel, der eine ähnliche Form wie der von Erysimum cheiranthoides hat, umschlossen wird. Die zwischen Zellstoffnabel und der äusseren Wand liegenden Schichten sind es, welche bei verletzten Zellen die Gallerte liefern. Jod in Jodkaliumlösung färbt den Zellinhalt gelb. Durch Jod und Schwefelsäure wird derselbe hellbraun gefärbt, während der übrige Theil der

Zelle mit Ausnahme der Cuticula eine blaue Färbung annimmt und zwar der Zellstoffnabel eine dunklere als die ihn umgebenden Schichten. Die aus den verletzten Zellen herausgetretene Gallerte nimmt denselben Farbenton an, als die secundären Schichten. Die Gallerte erscheint vollkommen homogen. Fig. 51.

Auf die Oberhautzellen folgt, wie auch schon bei den vorher betrachteten Samen, eine Zellschicht, deren innerste Wand und Seitenwände stark verdickt und braun gefärbt sind. Die Zellen der darauf folgenden Schicht haben nur verhältnissmässig dünne und ebenfalls braun gefärbte Wände. Der von Verdickungen frei gebliebene Theil der Zelle ist auch hier mit Luft erfüllt. Die Zellen der innersten Schicht der Samenschale führen einen körnigen, durch Jod und Schwefelsäure sich bräunenden Inhalt.

Die Wandverdickungen der Oberhautzellen entwickeln sich in folgender Weise:

Nachdem sich die Zellen mit Stärke erfüllt haben, beginnen die Verdickungen von den äusseren Ecken der Zelle aus und schreiten in ähnlicher Weise, wie bei Erysimum, so weit vor, dass der Zellinhalt an Volumen etwas kleiner ist als der Nabel in den Zellen des reifen Samens. Fig. 40—44. Dann bilden sich die Schichten des Nabels und scheinen hierbei, wenn auch in geringem Maasse, die bereits angelegten secundären Schichten betheiligt zu sein. Fig. 45, 47 u. 48. Die Schichten schreiten nach dem Innern der Zelle vor, lassen jedoch stets einen Rest von Zellinhalt auf dem Grunde der Zelle in Form eines spitzen Kegels bestehen. Von einer den inneren Nabel gegen die ihn umgebenden Schichten trennenden Zone, wie wir sie bei Erysimum antrafen, ist hier nichts zu bemerken. Bereits vor der Braunfärbung der Samen haben die Oberhautzellen ihre Entwicklung beendet. Von der ersten Anlage der secundären Schichten bis zur Samenreife kann man den Gallertaustritt aus den verletzten Zellen bemerken.

Lepidium sativum L. (Taf. XXV, Fig. 52—61 und Taf. XXVI, Fig. 61—64.)

Die reifen Samen haben etwa eine Länge von 3 mm und eine Breite von 1,5 mm. Bringt man die unversehrten reifen Samen

unter Wasser, so ist anfänglich nichts von einem Austritt von Gallerte zu bemerken. Erst ganz allmählich umgiebt sich der Samen mit einer immer stärker und stärker anwachsenden Gallertschicht. Ist die Aufquellung beendet, d. h. nimmt die Gallerte an Masse nicht mehr zu, so hat der Samen, die Gallertschicht mitgerechnet, eine Länge von 4,5 mm und eine Breite von 3 mm, so dass hiernach die Gallerte den Samen in einer Dicke von 0,75 mm umgiebt. Durch Jod und Schwefelsäure wird die Gallerte anfänglich schmutzig blau gefärbt, welche Farbe jedoch bei längerer Einwirkung der Reagentien in eine schöne dunkelblaue übergeht. Die Gallerte lässt keine Differenzirung in sich erkennen. Gegen Wasser ist dieselbe äusserst resistent. Auch nach längerem Kochen in demselben wird sie nicht zerstört. Selbst durch Kochen in verdünnter Schwefelsäure wird dieselbe nicht angegriffen. Es geht schon aus letzteren beiden Reactionen hervor, dass diese Gallerte, wie auch die übrigen noch zu erwähnenden Cruciferengallerten mit dem in der Chemie als Pflanzenschleim bezeichneten Stoffe nichts zu thun hat. Als charakteristische Eigenschaften des Pflanzenschleims werden angegeben: Löslichkeit in kochendem Wasser und Ueberführung durch Kochen mit verdünnter Schwefelsäure in Gummi und Zucker. Beide Reactionen finden bei den Cruciferengallerten nicht statt. Wir haben es hier vielmehr mit einer Substanz zu thun, die der Cellulose in ihren Eigenschaften sehr nahe steht. Eingehende chemische Untersuchungen über diese Stoffe sind, so viel mir bekannt, noch nicht angestellt, während die sogenannten „vegetabilischen Schleime“ aus anderen Pflanzenfamilien (Linaceen, Plantaginaceen, Malvaceen etc.) schon vielfach Bearbeitung in chemischer Beziehung gefunden haben. Kalilauge löst die Gallerte bei Eintritt des Siedens.

Auf der Oberfläche der Gallerte ist nichts von Cuticulastückchen zu bemerken und lässt dieser Umstand wie auch das langsame Aufquellen der Samen schon darauf schliessen, dass keine Zerreissung der Zellwand stattfindet, sondern die Gallerte durch Diffusion ins Freie gelangt.

Die Samenschale ist aus vier deutlich von einander gesonderten Zellschichten zusammengesetzt. Die Oberhautzellen sind es, welche bei Benetzung des Samens mit Wasser die den Samen umgebende Gallerte liefern. Unter Alkohol erscheinen diese Zellen flach tafel-

förmig, vermehren jedoch ihre Höhe bei Zusatz von Wasser um das vier- bis sechsfache. Die Grösse, die die Zellen dadurch annehmen, ist ihre ursprüngliche und ist der gleich, welche die Zellen bereits vor der Ablagerung der Verdickungsschichten zeigen. Die flache tafelförmige Gestalt unter Alkohol (Querschnittsansicht) ist theilweise bedingt durch die wasserentziehende Kraft desselben und theilweise auch schon durch einen bei der Reife des Samens stattfindenden Eintrocknungsprozess. Bei Zutritt von Wasser zu den in Alkohol liegenden Zellen sieht man oft wolkenartige Stellen in der Zelle, die jedoch bei weiterem Wasserzusatz schwinden. Das Wolkenartige ist jedenfalls dadurch bedingt, dass das Wasser zu einzelnen Theilen der Verdickungsschichten noch nicht gelangt ist und diese daher zu den bereits in Quellung begriffenen Theilen noch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen bewahren. Der innersten primären Wand der Zelle sitzt ein höchst mannigfaltig gestalteter Nabel auf. Diese verschiedene Gestalt des Nabels ist auch hier, wie bei Berteroa durch eine Faltung der den Nabel umgebennen Zellstoffschicht bedingt. Jod und Schwefelsäure färbt die nur dünne Cuticula braun; der übrige Theil der Zelle sowie die herausgetretene Gallerte wird blau gefärbt. Die den Nabel umgebende Schicht färbt sich dunkler blau. Fig. 64.[1]

Die übrigen Schichten der Samenschale gleichen den entsprechenden von Lepidium ruderale.

Die Entwicklung der Verdickungen der Oberhautzellen vollzieht sich folgendermaassen:

Nachdem sich die Zellen unter stetem Wachsthum vollkommen mit Stärke erfüllt haben (Fig. 52 und 53) und dabei eine Höhe von 90—100 Mkm und eine Breite von etwa 60 Mkm angenommen haben, beginnt die Ablagerung der Verdickungen von den äusseren Ecken der Zelle aus. Die Ablagerung erfolgt in höchst unregelmässiger Weise, wie dieses am besten Fig. 54 zeigt. Erst nachdem die Verdickungen an den Seitenwänden der Zelle herabschreitend bis auf den Grund derselben gelangt sind, findet die Ablagerung auch an der primären äusseren Wand auf ihrer ganzen Fläche statt. Wir finden in diesem Stadium den Zellinhalt, der zum grössten Theil aus dicht nebeneinander gelagerten Stärkekörnern besteht, als einen der primären innersten Wand aufsitzenden Cylinder. Fig. 55

und 56. Gleich nach der Anlage der ersten Verdickungen bemerkt man, dass sowohl Schnitte, wie auch unverletzte Samen in Wasser eine schleimige Umgebung annehmen und aneinander haften. Es vertheilt sich die herausgetretene Gallerte in diesem Stadium noch leichter als späterhin.

Eine Zerstörung der Zellwand findet bei der Aufquellung dieser jungen Zellen nicht statt und gleichen dieselben in dieser Beziehung denen der reifen Samen. Der Schleim ist aus den Zellen nur durch Diffusion herausgetreten, abgesehen von den durch das Messer zerstörten Zellen. Wir werden sehen, dass in einem späteren Stadium in dem die Zellen jedoch noch weit von ihrer Reife entfernt sind, der Austritt der Gallerte stets mit einer Zerstörung der äusseren Zellwand verbunden ist.

Der Zellinhalt, dessen Hauptbestandtheil Stärkekörner sind, nimmt nun unter steter Zunahme der Wandverdickungen an Breite ab. Besitzt derselbe etwa nur noch $^1/_3$ der Breite der Zelle, so bildet sich um denselben eine von den bis dahin angelegten Schichten durch ihre Lichtbrechung differente Schicht, welche die Umgrenzungsschicht des Nabels der reifen Zellen ist. Fig. 57 und 58. Bald nach Bildung dieser Membran beginnt sich dieselbe zu falten (Fig. 59 u. 60) und zeigen die Zellen nun ein bedeutend stärkeres Aufquellungsvermögen als bis dahin, indem nun die äussere Zellwand bei Benetzung der Samen mit Wasser stets vollkommen zerstört wird. Fig. 61. Es beruht die Zerreissung der äusseren Wand jedenfalls darauf, dass die cuticularen Bildungen auf derselben mit der Zunahme der Quellbarkeit der Schichten nicht gleichen Schritt gehalten hat und nun die Quellungskraft der Schichten den Widerstand, den die Cuticula derselben bis dahin entgegengesetzt hat, überwindet. In der ferneren Entwicklung nimmt nun die Cuticula an Widerstandsfähigkeit gegen die Quellkraft der inneren Schichten und vielleicht auch an Dicke zu, die Schichten büssen vielleicht etwas von der Kraft ihrer früheren Quellbarkeit ein, so dass dann eine Zerstörung der äusseren Zellwond nicht mehr stattfindet, und die Gallerte nur durch Diffusion ins Freie zu gelangen vermag. Fig. 64.

Bei Anlage der den Nabel umgebenden Schicht ist der Zellinhalt noch zum grössten Theil Stärke. Fig. 57. Mit der Faltung

dieser Schicht ist auch die Auflösung der noch vorhandenen Stärke verbunden. Fig. 59. Der Inhalt schwindet in höchst unregelmässiger Weise, indem man auch hier, wie bei Berteroa, bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure zwischen blauen Stellen auch braun gefärbte zu erkennen vermag.

Ist der Zellinhalt gänzlich geschwunden, so nimmt das Innere des Nabels durch Jod und Schwefelsäure dieselbe blaue Färbung an, wie die ihn umgebenden Schichten. Es fragt sich nun, womit der innere Nabel erfüllt ist. Der Umstand, dass sich der Nabel unter Alkohol fast bis zum gänzlichen Schwinden zusammenzieht, schliesst wohl den Fall aus, dass derselbe mit einer derben Masse etwa wirklichem Zellstoff erfüllt wäre. Es bliebe demnach als Ausfüllungsmasse des Nabels noch Gallerte, oder es könnte derselbe auch Luft enthalten. Gegen die Lufterfüllung scheint mir die Thatsache zu sprechen, dass Färbemittel bei noch so dünnen Schnitten den Nabel stets gleichmässig färben. Würde darin Luft vorhanden sein, so hätten sich bei den vielfach von mir untersuchten Schnitten in dem Nabel doch auch einmal nicht gefärbte Stellen zeigen müssen. Doch sind derartige von mir nie beobachtet. Es könnte jedoch auch sein, dass die Gallerte, die um den Nabel vorhanden ist, auch durch die Membran des letzteren nach innen zu diffundirt wäre und so den etwa mit Luft erfüllten Raum ausgefüllt hat. Wie dem auch sein mag, so glaube ich aus der Anatomie der Oberhautzellen anderer Arten dieser Gattung schliessen zu müssen, dass auch hier in dem inneren Nabel Gallerte abgelagert ist, die jedoch nicht ein so starkes Aufquellungsvermögen besitzt, dass sie die Zellwand des Nabels zu durchbrechen vermag, sondern durch diese hindurch nach den den Nabel umgebenden Schichten diffundirt.

Bei anderen Arten dieser Gattung, nämlich bei Lepidium Humboldtii, L. virginicum, L. cordatum, L. Manziesii ist es deutlich ausgesprochen, dass hier der innere Nabel Gallerte enthält und zwar so stark quellbare, dass dieselbe die den Nabel umgrenzende Schicht zu durchbrechen vermag. Die den Nabel umgebenden Schichten sind quellbar, wie bei Lepidium sativum. Die Gallerte der vier erwähnten Arten ist nicht homogen, sondern ist von radialen Strängen durchzogen, die ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzen als der übrige Theil der Gallerte und die von den

Nabeln ausgehen. Bei allen diesen sich durch eine differenzirte Gallerte auszeichnenden Arten findet bei der Aufquellung auch stets eine Zerreissung der primären äusseren Wand statt. Dieselbe Aufquellungsart finden wir auch bei dem gleich eingehend zu besprechenden Alyssum calycinum und will ich daher, um Wiederholung zu vermeiden, hier nur noch bemerken, dass es höchst wahrscheinlich ist, dass bei den zuletzt genannten Arten von Lepidium es die dem Nabel angehörende Gallerte ist, welche sowohl die Zerreissung der den Nabel umgrenzenden Schicht, als auch die Zerstürung der äusseren primären Wand bedingt und dadurch auch den um den Nabel herumgelagerten, Gallerte liefernden Schichten einen directen Austritt gewährt. Durch Jod und Schwefelsäure werden die Nabel und die aus denselben herausgetretene Gallerte bedeutend dunkler blau gefärbt, als die von den Nabel umgebenden Schichten gelieferte Gallerte. Eine Entwicklungsgeschichte dieser durch differenzirte Gallerte sich auszeichnenden Lepidium-Arten habe ich nicht verfolgen können, da mir die betreffendez Pflanzen nicht zu Gebote standen. — Bei Lepidium sativum mögen die etwa in dem inneren Nabel zu Gallerte aufquellenden Schichten ein nicht so starkes Quellungsvermögen besitzen, dass sie die Umgrenzungsschicht des Nabels zu durchbrechen vermögen, sondern nur durch Diffusion durch dieselbe sich zunächst mit der den Nabel umgebenden Gallerte vermischen und dann mit dieser zugleich durch abermalige Diffusion durch die äussere primäre Wand ins Freie gelangen.

Alyssum calycinum L. (Taf. XXVI, Fig. 65—81.)

Die Samen dieser Pflanze erinnern in ihrer Form an die von Berteroa incana. Sie sind auch scheibenförmig und stark gerandet.

Die Samen umgeben sich, in Wasser gebracht, in kurzer Zeit mit einer dicken, wasserklaren, gegen Wasser und verdünnte Schwefelsäure ebenso widerstandsfähigen Gallerte wie die von Lepidium sativum. Unter dem Mikroskop, schon bei geringerer Vergrösserung, bemerkt man, dass die Gallerte nicht homogen ist, wie bei Lepidium sativum, sondern durchzogen wird von Strängen, die von der Oberfläche des Samens radial durch die Gallerte verlaufen. Der Gallerte liegen äusserlich Stückchen von losgerissener Cuticula an.

In Kalilauge umgiebt sich der Samen mit keiner derartigen Gallerthülle, ebensowenig in Jodkaliumlösung. Dagegen umgeben sich Schnitte durch den Samen in letztgenannter Lösung mit Gallerte. Die letztere kann nur aus den durch das Messer verletzten Zellen ins Freie gelangt sein.

Die Samenschale besteht aus 5 Zellschichten. Die Oberhautzellen sind in den verschiedenen Regionen des Samens von verschiedener Dimension. Während die Zellen am Rande des Samens in radialer Richtung eine Höhe von 40—50 Mkm und eine Breite von 30—35 Mkm besitzen, zeigen die auf der Fläche des Samens liegenden Zellen nur eine Höhe von 25 Mkm und eine Breite von 30 Mkm. Während sich die Breite der Zellen in den verschiedenen Gegenden des Samens gleich bleibt, ist die Höhe der an dem Rande gelegenen Zellen die doppelte von den auf der Fläche des Samens stehenden. Der innere Bau der Zelle ist jedoch der nämliche. Sie sind alle bis zum gänzlichen Schwinden des Zellraumes verdickt.

Der Bau der unter Kalilauge befindlichen Oberhautzellen gleicht dem der entsprechenden Zellen von Berteroa. Auch hier unterscheiden wir einen der primären Wand aufsitzenden von einer Schicht umgrenzten Nabel, welche im höchsten Maasse gefaltet ist. Während wir bei Berteroa auch viele Zellen fanden, in denen eine derartige Faltung noch nicht ausgeprägt war, ist es hier stets der Fall. Fig. 79 u. 80. Auch hier sehen wir an Schnitten durch den Samen, dass der Nabel scheinbar durchzogen wird von Strängen, die dieselbe Dicke und dasselbe Lichtbrechungsvermögen besitzen, wie die Umgrenzungsschicht des Nabels. Der Grund dafür liegt in der Faltung dieser Schicht. Lässt man zu den in Alkohol liegenden Schnitten Wasser hinzutreten, so findet ein rapides Aufquellen der Zellen statt, die primäre äussere Wand wird zerrissen, während jedoch die Seitenwände der Zellen stets vollkommen erhalten bleiben und man sieht deutliche Gallertstränge von dem inneren Nabel ausgehend herausgetreten. Fig. 80. Ohne Zusatz von Färbemitteln könnte man der Meinung sein, dass disse von den Nabeln ausgehenden Stränge allein die Gallerthülle bedingten; jedoch bei Zusatz von Eosin sieht man, dass diese Gallertstränge, die eine dunklere Färbung annehmen, eingebettet sind in einer heller gefärbten Masse, welche letztere von den den Nabel umgebenden

Schichten geliefert wird. Durch Jod und Schwefelsäure wird der Nabel und die aus ihm herausgetretene Gallerte dunkelblau und die von den den Nabel umgebenden Schichten gelieferte Gallerte heller blau gefärbt. Fig. 81.

Auf die Oberhautzellen folgt eine Zellschicht, deren Wände stark verdickt und braun gefärbt sind. Die Zellen dieser Schicht haben an den verschiedenen Stellen des Samens eine höchst verschiedene Ausdehnung in der Richtung des Radius des Samens. Die radiale Ausdehnung derselben am Rande des Samens ist das 20—30fache von der, die die auf der Fläche des Samens gelegenen Zellen zeigen. Sie sind es, welche den Rand des Samens verursachen. Auf diese Zellschicht folgen Zellen, deren Wandung ebenfalls braun gefärbt, die jedoch nur wenig verdickt ist. Die vierte und fünfte Schicht hat in ihren Zellen einen körnigen Inhalt, und zwar die äussere von beiden einen sich durch Jod bräunenden, die innere dagegen einen sich durch dieses Reagens bläuenden Inhalt. Letzterer ist daher wahrscheinlich Stärke.

Kehren wir nun zu den Oberhautzellen zurück und fassen die Entwicklung der Verdickungen dieser Zellen ins Auge.

Anfangs ist in dem Zellinhalt als Differenzirung nur der Zellkern erkennbar; allmählich füllt sich die Zelle jedoch mit Stärkekörnern, so dass endlich, wenn die Zelle ihre definitive Grösse erreicht hat, dieselbe dicht mit Stärke erfüllt ist. Erst jetzt beginnt die Ablagerung der Verdickungsschichten. Während wir bei den bis dahin betrachteten Pflanzen stets verfolgen konnten, dass sich die Verdickungen von den äusseren Ecken der Zelle anzulegen beginnen, constatiren wir bei Alyssum, dass hier nur ein Theil der Oberhautzellen des Samens, nämlich diejenigen, welche auf der Fläche des Samens liegen, sich in dieser Weise entwickeln. Fig. 77. In den am Rande des Samens gelegenen Zellen dagegen, die sich durch ihre bedeutende Ausdehnung in radialer Richtung des Samens auszeichnen, legen sich die Verdickungen anfänglich parallel der primären Aussenwand der Zelle an (Fig. 65 u. 66), und erst, nachdem die Schichten etwa den vierten Theil der Höhe der Zellen einnehmen, schreiten dieselben auch an Seitenwandung nach dem Grunde der Zelle zu vor. Fig. 67, 68 u. 69. Wir finden dann einen höchst mannigfaltig gestalteten Raum, der von Verdickungen

frei geblieben ist. Die Stärke hat in diesem Stadium bedeutend an Zahl der Körner abgenommen und sind nur noch einzelne wenige Stärkekörner in dem Zellinhalte vorhanden. Fig. 69. Mit dem Fortschreiten der Schichtenbildung nach der Mitte der Zelle zu wird die Grenze des Zellinhalts gegen die Schichten hin regelmässiger. Oft liegen die Stärkekörner in dem schmalen der inneren Wand aufsitzenden Cylinder, welcher den Zellinhalt repräsentirt, in einer Reihe über einander und verursachen dadurch ein rosenkranzartiges Aussehen. Fig. 70.

Oft ist auch nur ein einziges Stärkekorn in der Spitze des Zellinhalts und treibt denselben au dieser Stelle knopfartig auf. Fig. 70. In diesem Stadium der Zellen gelang es mir einmal, bei Zusatz von Wasser zu den in verdünnntem Alkohol befindlichen Schnitten eine Differenzirnng der bis dahin angelegten secundären Zellwand zu constatiren. Dieselbe liess nämlich eine feine Streifung in sich erkennen und zwar documentirte sich in derselben die wirkliche Anlage der Schichten. In den am Rande des Samens gelegenen Zellen nämlich (Fig. 71) ging die Schichtung in dem nach aussen gerichteten Theil der Zelle der primären Wand parallel und bog erst später nach dem Grunde der Zelle zu um. In den niedrigen auf der Fläche des Samens gelegenen Oberhautzellen dagegen machte sich die Schichtung gleich schräge von den äusseren Ecken der Zellen ausgehend bemerkbar. Fig. 78.

Der Zellinhalt hat bei Beginn der Anlage von neuen, sich durch ihr differentes Lichtbrechungsvermögen als die den inneren Nabel bildende Umgrenzungsschicht erweisende Schicht in den auf der Fläche des Samens stehenden Zellen eine grössere Breite als in den am Rande des Samens gelegenen Zellen. In letzteren stellt er oft nur einen feinen Cylinder dar.

Auch hier übertrifft der Nabel der reifen Zellen den in diesem Stadium vorhandenen Zellinhalt bedeutend an Breite, so dass auch hier angenommen werden muss, dass ein Theil der bereits angelegten secundären Schichten zur Bildung des Nabels verwendet wird.

Mit der Ausbildung der den Nabel erfüllenden Schichten vollzieht sich eine Faltung der denselben umgebenden Membran. Fig. 72 u. 73.

Erst nachdem der Zellinhalt aus dem Nabel fast gänzlich geschwunden ist, zeigen die Zellen ein starkes Aufquellungsvermögen, während bis dahin die unverletzten Samen sich mit keiner Gallerte umgeben. An Schnitten durch den Samen war jedoch bereits nach der ersten Anlage der Verdickungen ein Austritt von Gallerte unverkennbar. Es geht daraus hervor, dass die secundären Schichten sofort in der quellbaren Form abgelagert werden, dass dieselben jedoch nicht eine so grosse Quellbarkeit besitzen, um die primäre Wand sprengen zu können. Nur aus verletzten Zellen (Schnitten) ist ein Heraustreten der Gallerte möglich. Erst nachdem die in dem inneren Nabel vorhandenen zu Gallerte aufquellenden Schichten eine gewisse Ausdehnung erlangt haben, ist mit der Benetzung der Samen durch Wasser auch stets eine Zerstörung der primären Wand verbunden. Es scheint demnach, als wenn es die inneren Gallerte liefernden Schichten sind, welche die Zerreissung der primären Wand bedingen und damit auch der um den Nabel herumgelagerten Gallerte den Austritt ermöglichen. Fig. 81.

Man kann hier zweifelhaft sein, ob die innere Gallerte als Theil der Zellwand oder als umgewandelter Zellinhalt aufzufassen sei. Hierüber gilt das auf S. 606 Gesagte. Für letztere Auffassung spricht namentlich die höchst unregelmässige Bildung derselben, indem man oft, besonders bei Zusatz von Jodjodkaliumlösung und noch besser nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure blaugefärbte Stellen in dem übrigen gelbgefärbten, also noch Zellinhalt vorstellenden Theile bemerkt.

Wir werden nun sehen, dass bei Camelina sativa die ebenfalls Gallerte liefernden Schichten des Nabels schon eher darauf Anspruch machen können, als Wandverdickungen aufgefasst zu werden.

Camelina sativa Crntz. (Taf. XXVI, Fig. 82—96.)

Wie bereits am Anfange dieser Arbeit bemerkt, haben wir eine Beschreibung des Baues der Samenschale dieser Pflanze sowohl von Caspary als auch von Sempolowsky. Auch Hofmeister erwähnt in seiner Abhandlung die aufquellende Eigenschaft der Oberhautzellen dieser Pflanze.

Bringt man die ganzen unverletzten Samen unter Wasser, so umgeben sich dieselben in kurzer Zeit mit einer wasserhellen Gallerte, welche eine Dicke von etwa dem halben Querdurchmesser des Samens besitzt. Man sieht schon bei geringer Vergrösserung dass die Gallerte nicht homogen ist, sondern dass dieselbe ebenso wie die von Alyssum calycinum durchzogen wird von Strängen, die von der Peripherie des Samens auszugehen scheinen. In der äusseren Umgebung der Gallerte befinden sich bei der Aufquellung losgerissene Stückchen von Cuticula. (Nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure erkennbar.) Schon dieser Umstand lässt vermuthen, dass hier mit der Aufquellung auch eine Zerreissung der äussersten Wand verbunden sei. In Wasser bleibt diese Gallerte, bis Fäulniss eintritt, vollkommen zusammenhängend und vertheilt sich oder löst sich nicht in demselben. Selbst kochendes Wasser bewirkt keine Verminderung derselben. Also auch diese Gallerte ist wesentlich verschieden von dem in der Chemie als Pflanzenschleim bezeichneten Stoffe. Kalilauge löst die Gallerte schon bei geringer Erwärmung. In Kalilauge quellen die Samen nicht auf und sind Samen, die nur geringe Zeit in Kalilauge gelegen haben, in Wasser nicht mehr zur Aufquellung zu bringen. In Jodjodkaliumlösung quellen die ganzen unverletzten Zellen etwas auf und nehmen in radialer Richtung um ein Geringes an Ausdehnung zu, ohne dass jedoch eine Zerreissung und damit ein Freiwerden von Gallerte stattfindet. Anders verhalten sich Schnitte, die man durch den Samen gelegt hat, diesem Reagens gegenüber. Diese umgeben sich ebenso wie in Wasser in kurzer Zeit mit einer Gallerthülle. Man muss daher wohl annehmen, dass auch hier die Gallerte nur aus den verletzten Zellen ausgetreten ist.

Die Samenschale besteht aus fünf Zellschichten.

Unter Kalilauge oder verdünntem Alkohol erkennt man in den Oberhautzellen zwei deutlich von einander gesonderte Partien, ebenso wie wir es schon bei Erysimum cheiranthoides angetroffen haben, nämlich einen der inneren Wand aufsitzenden, grade abgestumpften Kegel, umgeben von einer das Licht schwächer brechenden Schicht, welche sich bis zur primären Wand resp. bis zur Cuticula hinzieht. Die Aussenseite der Zellen ist mit einer Cuticula überzogen. Fig. 94. Setzt man zu den in Alkohol liegenden Schnitten vorsichtig Wasser hinzu, so wölben sich die Zellen allmählich und man bemerkt, wie

sich aus dem inneren Nabel wolkenartige Massen in die den Nabel umgebenden Schichten ergiessen. Jedoch dieses währt nur einen Augenblick; dann reisst die Cuticula und es tritt aus der Zelle ein deutlicher Gallertstrang heraus, der von dem Nabel ausgeht. Diese Gallertstränge haben eine beträchtliche Länge. Während der innere Nabel der Zelle etwa eine Höhe von 30 Mkm besitzt, hat der aus demselben herausgetretene Gallertstrang eine Länge von 300 bis sogar 400 Mkm. Es hat sich also die in dem Nabel vorhandene Masse um das zehnfache ihres Volumens ausgedehnt, und zwar ausschliesslich in radialer Richtung, während die Breite des Stranges der des Nabels gleich ist. Bei anfänglicher Aufquellung erscheinen die Gallertstränge quer gestreift. Die Streifung schwindet jedoch bald, so dass der Strang nunmehr ganz homogen erscheint. Die äussere Wand der Zelle ist gewöhnlich ganz fortgerissen und sind nur Bruchstücke der Seitenwandungen und die innerste primäre Wand erhalten, welcher letzteren die in ihrer Form vollkommen erhaltenen Nabel aufsitzen. Auf dem Grunde des Nabels ist in einzelnen Zellen noch ein kleiner Kegel vorhanden, der noch resistirenden Zellinhalt enthält. Fig. 94.

Aus der Flächenansicht geht deutlich hervor, dass derselbe nicht in allen Zellen, sondern nur in einzelnen wenigen vorhanden ist. Bei Zusatz von Jodjodkaliumlösung färben sich die Kegel und und die herausgetretenen Gallertstränge schwach gelblich und man erkennt nun deutlich, dass die in dem Cylinder vorhandene Gallerte umgeben ist von einer durch Jod nicht gefärbten nicht quellbaren Schicht. Es ist als die innere Gallerte gegen die secundäre Schichten hin durch eine Zellstoffmembran getrennt. Bei darauf folgengem Zusatz von Schwefelsäure erfolgt bei längerer Einwirkung derselben eine Blaufärbung und es erweist sich nun, dass die Gallertstränge, die eine dunkelblaue Färbung angenommen haben, eingeschlossen sind in einer heller blau gefärbten, den ganzen Schnitt gleichmässig umgebenden Masse. Fig. 96. Dieselbe Farbe, wie diese heller blau gefärbte Masse nimmt auch der Theil der Zelle an, welcher direct den Nabel umgiebt.

Hofmeister sowohl wie Sempolowski nehmen an, dass nur die Schichten des Nabels quellbar seien und dass diese allein die den Samen umgebende Gallerte liefern. Würde die Gallerte

nur allein von den Schichten des Nabels geliefert werden, so müsste die sich durch Jod und Schwefelsäure hellblau färbende, die einzelnen Gallertstränge verbindende Masse von diesen innersten Schichten selbst geliefert sein und würde nur vertheilte Partikelchen, die von den Gallertsträngen selbst geliefert seien, vorstellen. Dann müssten aber doch die Stränge an ihrer Umgrenzung irgendwie in Auflösung begriffen erscheinen und es müsste die Gallerte mit Leichtigkeit weiter in dem Wasser vertheilbar sein. Dagegen spricht aber die grosse Consistenz der Gallerte dem Wasser gegenüber.

Eine weitere Frage bei der Annahme, dass die Gallerte allein von den Schichten des Nabels geliefert würde, wäre die: in welchem Zustande sich dann die den Nabel umgebenden Schichten befinden. Sollten dieselben fester Zellstoff sein, so wäre nicht erklärlich, wie beim Anfang der Aufquellung die Gallerte des Nabels sich in die ihn umgebenden Schichten wolkenartig ergiessen könnten. Schon aus diesem Verhalten scheint klar hervorzugehen, dass auch diese Schichten durch den Einfluss von Wasser in einen gallertigen Zustand überzugehen vermögen.

Ferner wäre wohl anzunehmen, dass, wenn die zwischen Nabel und primärer Wand befindlichen Schichten sich in festem Zustande befänden, dann nach der Aufquellung und namentlich nach Zusatz von Färbemitteln eine Grenze der secundären Schichten gegen die herausgetretene, die Gallertstränge mit einander verbindende Masse erkennbar wäre. Die letztere nimmt jedoch genau dieselbe Färbung an, wie die den secundären Schichten entsprechenden Stellen in der Zelle.

Ein fernerer Umstand, der für meine Ansicht spricht, ist der, dass man nach der Aufquellung den Nabel aus der Zelle herausgerissen sieht. Wenn die den Nabel umgebenden Schichten in festem Zustande wären, so wäre wohl anzunehmen, dass die Umgrenzungsschicht des Nabels mit denselben in inniger Verbindung ständen, zumal da sich die äusseren Schichten des Nabels bei ihrer Entwicklung aus den bereits vorhandenen secundären Schichten differenziren.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir hier bei Camelina ebenso

wie bei Alyssum calycinum zwei Gallertzonen in der Zelle finden, die durch eine Zellstoffschicht, die Umgrenzungsschicht des Nabels von einander getrennt sind.

Bevor ich auf die Entwicklung der Verdickungen in den Oberhautzellen eingehe, will ich noch kurz den Bau der übrigen Zellschichten, welche die Samenschale zusammensetzen, erwähnen. Auf die Oberhautzellen folgt eine Schicht von braun gefärbten, in den Seitenwandungen stark verdickten Zellen. Die darunter liegende Zellschicht besteht aus schmalen, in Wasser undeutlich sichtbaren tangential gestreckten Zellen, deren Wandung ebenfalls braun gefärbt ist. Die vierte Schicht ist aus nicht gefärbten, nur wenig verdickten, mit körnigem, sich durch Jod gelb färbendem Inhalte versehenen Zellen zusammengesetzt, welchen sich nach innen zu noch eine Schicht in Auflösung begriffener Zellen anschliesst.

Die Wandverdickungen in den Oberhautzellen beginnen erst dann, wenn die Zellen die Grösse erreicht haben, die sie auch bis zur Reife des Samens beibehalten. In Blüthen, die kürzlich ihre Blumenblätter verloren haben, ist der Zellinhalt ziemlich homogen und noch vollkommen stärkefrei. In etwas älteren Zellen bemerkt man in dem Zellinhalt stets eine das Licht stärker brechende kreisrunde Partie, den Zellenkern, in dessen Innerem sich meistens ein Kernkörperchen erkennen lässt. Der Kern tritt namentlich deutlich bei Zusatz von Haematoxylin hervor, wodurch er eine intensiv violette Färbung annimmt. Nun füllen sich die Zellen unter fortdauerndem Wachsthum mit Stärke. Die Stärkekörner sind zusammengesetzte, indem meist vier Körnchen in der Lage der Ecken eines Tetraeders gruppirt sind. Der Zellkern wird durch die Stärke allmählich verdeckt, ist jedoch anfänglich noch durch Jod sichtbar zu machen. Wenn die Zellen ungefähr eine Ausdehnung von 30 bis 40 Mkm in der Richtung des Radius des Samens und eine solche von 40—50 Mkm in der Richtung der Tangente des Samens angenommen haben, beginnt die Ablagerung der Verdickungen und zwar von den äusseren Ecken der Zelle aus. Fig. 82. Die Verdickungen schreiten dann rasch dem Grunde der Zelle zu, während der Zellinhalt in der Mittelgegend der Zelle sowohl an die primäre Aussen- als auch Innenwand der Zelle anstösst. Fig. 83. Bald beginnen jedoch auch die Verdickungen auf der ganzen Fläche der

primären Aussenwand sich anzulegen. Fig. 84. Die Verdickungen schreiten dann weiter nach der Mitte der Zelle zu vor. Fig. 85 und 86. Dieselben haben gegen den Zellinhalt meist eine höchst unregelmässige Begrenzung. Der Zellinhalt nimmt in diesem Stadium stets einen geringeren Raum ein, wie der Nabel der reifen Zellen. Aus den Grössenverhältnissen des Raumes, welchen der Zellinhalt vor Bildung der Schichten des Nabels einnimmt uud des reifen Nabels geht auch hier deutlich hervor, dass letzterer nur unter Mitwirkung der bereits vorher angelegten Schichten gebildet werden kann. Wenn die Schichten des Nabels auch nur eine geringe Ausdehnung haben, zeigen dieselben bereits das Bestreben, unter Wasser aufzuquellen und in Form eines Gallertstranges aus der Zelle herauszutreten, den noch vorhandenen Zellinhalt mit sich reissend. Unter Wasser ist die Gallerte schwer erkennbar; dagegen bringen Färbemittel, wie z. B. Jod und Schwefelsäure, Klarheit über dieselbe. Man erkennt dann, dass der sich durch letztgenanntes Reagens blaufärbende Strang in seiner Mitte eine gelbgefärbte Achse besitzt, welche letztere den von der Gallerte mitgerissenen Zellinhalt repräsentirt und auch oft unterbrochen ist. Fig. 96.

Diese Stränge sind in einer heller blau gefärbten Masse eingebettet, welche von den den Nabel umgebenden Schichten durch Einwirkung des Wassers geliefert ist. Es sind also auch diese bereits quellbar, jedoch nicht in dem Maasse, dass sie eine Zerreissung der Zelle verursachen könnten. Erst nachdem die inneren Schichten angelegt sind, bewirken diese eine Zerstörung und bahnen so auch den den Nabel umgebenden zu Gallerte aufquellenden Schichten den Weg. In diesem Alter der Zellen geschieht es oft, dass beim Beginn der Aufquellung innere Gallerte, etwas Zellinhalt mit sich führend, in die secundären Schichten eintritt. Fig. 92. Stärkekörner sind in den Zellen zu dieser Zeit nicht mehr vorhanden. Unter steter Abnahme des Zellinhalts nehmen die Schichten des Nabels nach innen zu. Zu gleicher Zeit ist aber unverkennbar, dass der Nabel an Ausdehnung gewinnt, was sich, da eine Grössenzunahme der Zelle nicht mehr stattfindet, nur dadurch erklären lässt, dass sich ein Theil der secundären Schichten um den Nabel herum zu Schichten des letzteren umwandeln. Der Zellinhalt wird in den meisten Zellen vollkommen aufgebraucht; in einzelnen Zellen ist

jedoch auch noch bei der Samenreife etwas Zellinhalt vorhanden. Fig. 94. Merkwürdig ist, dass in reifen Zellen dieser Zellinhalt bei der Aufquellung nie mitgerissen wird, wie es in den jungen Zellen der Fall war. Es liegt die Vermuthung nahe, dass dieser in einzelnen Zellen restirende Zellinhalt gegen die Gallerte durch eine Membran getrennt sei, so dass diese bei der Aufquellung das Mitgerissenwerden des Zellinhalts verhindert. Ich habe eine derartige Membran jedoch nie constatiren können.

Während wir bei Alyssum calycinum wegen der höchst unregelmässigen Ablagerung der inneren zu Gallerte aufquellenden Schichten zweifelhaft sein konnten, ob wir dieselben als Wandverdickung oder als umgewandelten Zellinhalt aufzufassen haben, bin ich bei Camelina sativa wegen der regelmässigen Ablagerung der Schichten geneigt, die innere Gallerte als Wandverdickung zu erklären.

Sisymbrium Sophia L. (Taf. XXVI, Fig. 97—109.)

Die reifen Samen sind ellipsoidisch geformt und haben etwa eine Länge von 0,9 mm und eine Breite von 0,5 mm. Unter Wasser gebracht, umgeben sie sich rasch mit einer dicken Gallerte, die von den Oberhautzellen geliefert wird und eine Dicke von 80 Mkm besitzt. Die Gallerte ist auch hier wie bei Camelina von radialen Strängen durchzogen. Diese Differenzirung tritt erst deutlich bei Zusatz von Färbemitteln in die Augen. Jod und Schwefelsäure färbt die Gallertstränge dunkelblau, den übrigen Theil der Gallerte heller blau.

An der Samenschale kann man auf Querschnitten deutlich drei Zellschichten unterscheiden. Die innerste Schicht besteht aus Zellen, mit nur wenig verdickten Wänden; erfüllt sind sie mit einem feinkörnigen, durch Jodlösung sich bräunenden Stoffe. Auf diese Zellschicht folgen nach aussen Zellen, deren Seiten- nnd Innenwand stark verdickt und braun gefärbt sind, während die an die Oberhautzellen grenzende Wand von Verdickungen frei geblieben ist. Mit dem Bau und der Entwicklung der Oberhautzellen haben wir uns nun eingehender zu beschäftigen.

Die Oberhautzellen der reifen Samen erinnern in ihrem Bau, unter Kalilauge betrachtet, an die von Erysimum cheiranthoides.

Wir erkennen in der Zelle als Differenzirung einen der inneren primären Wand aufsitzenden Nabel von stärkerem Lichtbrechungsvermögen, als die ihn umgebenden Schichten. Von etwa restirendem Zellinhalt ist nie etwas erkennbar; die Zellen sind also bis zum gänzlichen Schwinden des Zellraumes verdickt. Fig. 107. Aeusserlich sind dieselben mit einer feinen Cuticula überzogen. Der Nabel ist von verhältnissmässig grösserer Ausdehnung als bei Camelina sativa, indem derselbe in seiner Höhe der Höhe der Zelle gleichkommt, ja sogar, obgleich ich diesen Punkt nicht als sicher hinstellen will, mit der äusseren primären Wand verwachsen zu sein scheint. Die Breite der Zellen beträgt etwa 40 Mkm, ihre Höhe etwa 20—25 Mkm, die Höhe des Nabels 20—22 Mkm und seine Breite 12,5 Mkm, also etwa den dritten Theil der Breite der Zelle. Bei Zusatz von geringen Wassermengen zu den in Kalilauge befindlichen Schnitten bemerkt man ein Heraustreten von Gallerte sowohl aus dem Nabel als auch aus den übrigen Theilen der Zellen. Bei Zusatz von Jod und Schwefelsäure färbt sich der Nabel und der aus ihm hervorgetretene Gallertstrang dunkelblau, die von den den Nabel umgebenden Schichten gelieferte Gallerte hellblau. Fig. 109. Bei der Aufquellung wird gewöhnlich die ganze primäre Wand mitgerissen, und es hängen nach der Aufquellung an dem oberen Rande des Nabels stets lange Fetzen, die von der Zerreissung der die beiden Gallerten von einander trennenden Schicht herrühren, und ist zwischen denselben am Nabel stets ein rundes Loch erkennbar. In einzelnen Fällen ist auch nur der Mitteltheil der äusseren primären Wand zerstört und die Seitentheile derselben scheinen mit dem Rande des Nabels verwachsen. Oft ist auch hier die Aufquellungskraft, namentlich wenn man die Schnitte sofort ins Wasser bringt, so stark, dass die Nabel von der inneren primären Wand losgerissen werden und auch isolirt in ihrer Form vollkommen erhalten bleiben. Die Oberhautzellen lassen sich von den darunter gelegenen Zellen schwer isoliren und ist daher eine gute Flächenansicht nur schwierig zu erhalten. Ist es gelungen, so sieht man in den polygonalen Zellen in der Mitte eine kreisrunde dunklere Partie, die keine weiteren Differenzirungen in sich erkennen lässt. Fig. 108. —

Die Oberhautzellen des Samens aus Früchten, die nur kürzlich ihre Blumenblätter verloren haben, besitzen etwa eine Breiten-

ausdehnung von 15—18 Mkm und eine Höhe von 10 Mkm. Sie sind gleichmässig mit einem feinkörnigen Inhalte erfüllt. Stärke ist noch keine vorhanden. Wenn die Zellen ungefähr 20 Mkm in der Breitenausdehnung haben, bemerkt man die ersten Stärkekörnchen, besonders bei Zusatz von Jod. Die Zellen nehmen nun beständig an Grösse zu und die Anzahl der Stärkekörner vermehrt sich dementsprechend. Dieselben sind jedoch nie in solcher Zahl vorhanden, wie bei Alyssum calycinum, Camelina sativa u. s. w., bei welchen die Stärkekörner kurz vor Ablagerung der Verdickungen die ganze Zelle dicht erfüllten, sondern hier liegen sie in grösseren Abständen von einander. Fig. 97. Wenn die Zellen eine Breitenausdehnung von etwa 40 Mkm und eine Höhe von etwa 20—25 Mkm erreicht haben, beginnen dieselben sich zu verdicken. Fig. 98. Die Verdickungen schreiten längs den Seitenwandungen nach dem Grunde der Zelle zu vor (Fig. 99 u. 100), um erst dann sich auch in der Mittelgegend der primären Aussenwand der Zelle anzulegen. Fig. 101. Unter steter Verminderung des Zellinhalts gewinnen die Verdickungen mehr und mehr an Ausdehnung. Zellinhalt und Verdickungen haben auf ihrer Berührungsfläche oft höchst unregelmässige Grenzen gegen einander. Auch hier nimmt der Zellinhalt kurz vor der Bildung des inneren Nabels einen bedeutend kleineren Raum ein, als der Nabel in den reifen Zellen, so dass auch hier zur Bildung desselben secundär angelegte Schichten benutzt werden.

Folgendes will ich an dieser Stelle noch bemerken:

Ich verfolgte die Entwicklung der Verdickungen von den jüngeren zu den älteren Früchten herabsteigend, und hatte, als ich in meinen Untersuchungen unterbrochen wurde, noch in keiner Zelle irgend welche Anlage von Schichten des Nabels bemerkt. Ich setzte nun die Untersuchungen bis zum nächsten Tage aus. Als ich nun Schnitte aus Früchten, die ich Tags zuvor bei meinen Untersuchungen übersprungen hatte, unter das Mikroskop brachte, bemerkte ich, dass sich hier durchgängig die Schichten des Nabels anzulegen begonnen hatten. Der Zellinhalt hatte sich dabei nicht vermindert, dagegen liess sich durch Vergleichung mit den am vergangenen Tage gezeichneten Figuren constatiren, dass die Anlage der Schichten des Nabels auf Kosten der bereits vorhin angelegt gewesenen secundären Schichten stattgefunden hatte.

Die Zellen zeigen bald, nachdem ein Theil der Schichten des Nabels abgelagert ist, das Bestreben, unter Wasser aufzuquellen, ohne jedoch den noch vorhandenen Zellinhalt mit sich zu reissen. Fig. 104. Der Nabel nimmt unter gänzlichem Schwinden des Zellinhalts bedeutend an Ausdehnung zu, so dass derselbe in reifen Samen an die primäre Aussenwand der Zelle anstösst. Fig. 107. Damit ist die Entwicklung der Zelle beendet.

Capsella Bursa pastoris Mnch. (Taf. XXVI, Fig. 110—121.)

Was bei den Samenoberhautzellen von Camelina sativa unklar blieb, ob nämlich der in einzelnen Zellen auf dem Grunde des Nabels vorhandene Zellinhalt gegen die Gallerte liefernden Schichten des Nabels durch eine nicht quellbare Schicht abgegrenzt sei, ist bei den Samen von Capsella deutlich ausgesprochen.

Die reifen Samen dieser Pflanze umgeben sich bei Benetzung mit Wasser ebenso rasch mit einer Gallertschicht, wie die von Camelina sativa; doch ist diese Gallerte in ihrem Lichtbrechungsvermögen dem Wasser so gleich, dass dieselbe unter dem Mikroskop bei durchfallendem Lichte schwer erkennbar ist und vollkommen homogen erscheint. Bei Zusatz von Eosin oder von Jod und Schwefelsäure erkennt man auch hier Differenzirung in der Gallerte, indem dieselbe von dunkler gefärbten Strängen durchzogen wird. Fig. 121.

Die Samenschale erweist sich auf Querschnitten aus drei Zelllagen zusammengesetzt, von denen die beiden inneren ganz denen von Sisymbrium Sophia gleichen.

Die Oberhautzellen zeigen auf Schnitten durch den Samen folgenden Bau: Der primären innersten Wand der Zelle sitzt ein bei durchfallendem Lichte dunkler als die ihn umgebenden Schichten erscheinender Nabel auf, der in seiner Ausdehnung etwa $^1/_3$ der Breite und $^2/_3$ der Höhe der Zelle einnimmt. Fig. 118. Man erkennt jedoch deutlich, dass dieser innere dunkel erscheinende Kegel von einer feinen heller erscheinenden Zone umgeben ist. Auf dem Grunde des Nabels, der inneren primären Wand der Zelle aufsitzend, befindet sich ein kleiner, spitz-kegelförmiger, am dunkelsten erscheinender Raum, der jedoch gegen die ihn umgebenden Schichten

des Nabels durch eine hellere Umgrenzungszone getrennt ist. Diese Differenzirungen der Zelle in der Seitenansicht entsprechen vollkommen denen in der Flächenansicht. Fig. 119.

Bei allmählichem Zusatz von Wasser zu den in Alkohol liegenden Schnitten ergiesst sich die von dem Nabel gelieferte Gallerte anfangs wolkenartig in die den Nabel umgebenden Schichten, bis gleich darauf eine Zerreissung der primären Aussenwand stattfindet. Beim anfänglichen Heraustritt des Gallertschlauches lässt derselbe oft eine feine Querstreifung erkennen. Die Grösse und Form des Nabels als auch des auf dem Grunde der Zelle noch Zellinhalt führenden Raumes wird bei der Aufquellung nicht verändert. Nach der Aufquellung sieht man an der oberen Seite des Nabels stets Fetzen hängen, welche von der die beiden Gallerten von einander trennenden Wand des Nabels herrühren. Die primäre Wandung der Zelle wird bei der Aufquellung fast vollkommen mitgerissen. Bei Zusatz von Jod und Schwefelsäure färbt sich der Nabel und der aus ihm herausgetretene Gallertstrang dunkelblau, die übrige Gallertmasse hellblau. Fig. 121.

Von dem restirenden Zellinhalt ist bei Anwendung dieser beiden Reagentien nichts erkennbar. Dagegen bewirkt Jodlösung allein eine schwache Gelbfärbung desselben.

Wir haben mithin folgende Differenzirungen in der Zelle:

1. die primäre Wand, welche an der Aussenseite der Zelle durch eine Cuticula vertreten wird;
2. zu Gallerte aufquellende Schichten;
3, die Wand des Nabels;
4. die zu Gallerte aufquellenden Schichten im Innern des Nabels;
5. eine Zellmembran, welche die letztgenannten Schichten von dem Zellinhalt trennt.

Die reifen Zellen haben in der Richtung des Radius des Samens (Höhe) eine Ausdehnung von 20—25 Mkm und in der Richtung der Tangente des Samens (Breite) eine solche von 30—32 Mkm. Die Entwicklung der Verdickungen ist ähnlich wie bei Sisymbrium Sophia und will ich dieselbe, um Wiederholungen zu vermeiden, nur kurz anführen.

Die Stärkeerfüllung der Zellen vor Beginn der Ablagerung der

Verdickungen ist hier nicht eine so starke, wie bei Camelina. Fig. 5. Die Verdickungen beginnen von dem äusseren Rande der Zellen und schreiten ziemlich gleichmässig sowohl nach dem Grunde der Zelle als auch längs der äusseren primären Wand nach der Mitte der Zelle zu vor. Fig. 112—115. Der Zellinhalt hat auch hier beim Anfange der Schichtenbildung des Nabels ein kleineres Volumen als der Nabel der reifen Samen. Die Quellbarkeit der Zellen nimmt bei der Ablagerung der Schichten des Nabels ihren Anfang. Während anfänglich der Zellinhalt bei der Aufquellung von der von dem Nabel gelieferten Gallerte mitgerissen wird (Fig. 120), geschieht dieses späterhin nach der Anlage des den Zellinhalt von der Gallerte trennenden Membran nicht mehr. Fig. 121.

Ergebnisse der Arbeit.

1. Die Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen der Cruciferen beginnen nicht früher, als bis die Zellen die Grösse erreicht haben, die sie bis zur Reife des Samens beibehalten.

2. Der Ablagerung der Verdickungen geht stets eine Erfüllung der Zelle mit Stärkekörnern voraus. Bei Berteroa, Erysimum, Lepidium, Camelina, Alyssum ist die Stärke reichlicher vorhanden als bei Sisymbrium und Capsella.

3. Die Schichten legen sich in den meisten Fällen von dem äusseren Rande der Aussenwand der Zellen aus an. Von dieser Regel macht nach meinen Beobachtungen allein Alyssum calycinum eine Ausnahme, indem bei dieser Pflanze in den Randzellen des Samens die Verdickungen anfänglich parallel der Aussenwand der Zelle abgelagert werden.

4. Unter allmählicher Auflösung der Stärke schreiten die Schichten nach dem Innern der Zelle vor.

5. Das Volumen des Zellinhalts ist vor der Anlage des der inneren primären Wand aufsitzenden Nabels stets kleiner als der Nabel der reifen Zelle; es müssen also zur Bildung des letzteren stets die bereits vorher angelegt gewesenen secundären Schichten

beigetragen haben. Der Unterschied von secundären und tertiären Schichten ist daher bei diesen Zellen nicht streng durchführbar, da die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass ein Theil der secundär anlegten Schichten späterhin als tertiär bezeichnet werden müsste.

6. Durch eine homogene durch Diffusion heraustretende Gallerte zeichnen sich Lepidium sativum und Lepidium ruderale aus, während die Gallerte der übrigen betrachteten aufquellenden Samen stets eine Differenzirung in sich erkennen lässt.

7. Gallerte und Zellstoff gleichen sich in vielen Reactionen, wie: Unlöslichkeit beim Kochen in Wasser, Löslichkeit in Kalilauge, Färbung durch Jod und Schwefelsäure. Auch spricht für die grosse Aehnlichkeit der Gallerte mit Zellstoff der Umstand, dass sich Gallerte im Vegetationsprozess leicht in Zellstoff umzuwandeln vermag, wie wir es bei Erysimum cheiranthoides antrafen.

Figuren-Erklärung.

Taf. XXV u. XXVI.

Fig. 1—22. Berteroa incana DC. Vergr. 460/1.

Fig. 1. Samenoberhautzellen mit nur vereinzelten Stärkekörnern.

Fig. 2. Die Zellen schon mehr mit Stärkekörnern erfüllt.
Breite der Zellen (in der Richtung der Tangente des Samens) 20 Mkm.
Höhe der Zellen (in der Richtung des Radius der Zellen) 15 Mkm.

Fig. 3. Stärkekörner schon reichlicher vorhanden.
Breite der Zellen: 31,75 Mkm.
Höhe der Zellen: 31,75 Mkm.

Fig. 4. Die Zellen vollkommen mit Stärke erfüllt.

Fig. 5. Die Zellen von Fig. 4 von der Fläche des Samens aus gesehen.

Fig. 6. Erste Anlage der Verdickungen von dem äusseren Umkreise der Zelle aus.

Fig. 7. Verdickungen weiter vorgeschritten. Stärkekörner nicht mehr so dicht nebeneinander gelagert.

Fig. 8. Verdickungen bis zum Grunde der Zelle vorgeschritten. Stärkekörner an Zahl verringert.

Fig. 9. Noch vereinzelte Stärkekörner als Zellinhalt.

Fig. 10. Keine Stärkekörner mehr vorhanden.

Fig. 11. Zellen von Fig. 10 von der Fläche aus gesehen.

Fig. 12. Anlage der ersten Schichten des Zellstoffnabels.

Fig. 13. Zellen von Fig. 12 von der Fläche aus gesehen.

Fig. 14. Die Schichten des Nabels haben zugenommen. In der Mitte des letzteren noch Zellinhalt.

Fig. 15. Zellinhalt vollkommen geschwunden. Der innere Nabel ganz aus Zellstoff bestehend.

Fig. 16. Flächenansicht von Fig. 15.

Fig. 16. Es hat sich um den Nabel eine das Licht am schwächsten brechende Schicht aus den bereits vorhandenen, das Licht stärker brechenden Schichten differenzirt.

Fig. 18. Flächenansicht von Fig. 17.

Fig. 19. Die den Nabel umgebende in Fig. 18 hell erscheinende Schicht ist jetzt vom stärksten Lichtbrechungsvermögen, erscheint daher bei durchfallendem Licht am dunkelsten und beginnt sich zu falten.

Fig. 20. Flächenansicht von etwas vorgeschritteneren Zellen, als sie in Fig. 19 in der Seitenansicht gegeben sind.

Fig. 21. Oberhautzellen des reifen Samens.

Fig. 22. Flächenansicht der Oberhautzellen des reifen Samens.

Fig. 23—39. Erysimum cheiranthoides L. Vergr. 460/1.

Fig. 23. Samenoberhautzellen von der Grösse, wie sie dieselbe bis zur Reife des Samens beibehalten. Einige Stärkekörner in der Zelle.
Breite der Zellen: 25—30 Mkm.
Höhe der Zellen: 20—25 Mkm.

Fig. 24. Zellen vollkommen mit Stärke erfüllt.

Fig. 25. Erste Anlage der Wandverdickungen.

Fig. 26. Flächenansicht der Zellen von Fig. 25.

Fig. 27. Wandverdickungen schon weiter vorgeschritten.

Fig. 28. Es sind nur noch wenig Stärkekörner als Zellinhalt vorhanden.

Fig. 29. Die Stärkekörner vollkommen geschwunden.

Fig. 30. Zelle von Fig. 29 von der Fläche des Samens aus gesehen.

Fig. 31. Zellinhalt auf einen geringen Raum beschränkt.

Fig. 32. Die Schichten, welche in der ausgebildeten Zelle den Nabel bilden, beginnen sich abzulagern.

Fig. 33. Die Schichten des Nabels haben zugenommen.

Fig. 34. Flächenansicht der Zellen von Fig. 33.

Fig. 35. Derartige Zellen unter Wasser aufgequollen.

Fig. 36. Aufgequollene Zellen nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure.

Fig. 37. Oberhautzelle des reifen Samens. Zellinhalt vollkommen geschwunden

Fig. 38. Oberhautzelle des reifen Samens von der Fläche desselben aus gesehen. Concentrische Schichtung des Nabels. Letzterer ist von einer helleren Schicht umgeben.

Fig. 39. Oberhautzellen des reifen Samens nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure.

Fig. 40—51. Lepidium ruderale L. Vergr. 200/1.

Fig. 40 zeigt das erste Stadium der Wandverdickung.
Breite der Zelle: 25—30 Mkm.
Höhe der Zelle: 25—30 Mkm.

Fig. 41. Wandverdickungen bis auf den Grund der Zelle vorgeschritten.

Fig. 42—44 zeigen die stetige Abnahme der Stärkekörner.

Fig. 45 zeigt die ersten Schichten, welche die Wand des Nabels bedingen.

Fig. 46. Flächenansicht von Zellen, die schon vollkommen stärkefrei sind, in denen jedoch noch keine Schichten des Nabels gebildet sind.

Fig. 47. Flächenansicht der Zelle von Fig. 45.

Fig. 48. Die Schichten des Nabels sind weiter vorgeschritten.

Fig. 49. Oberhautzellen des reifen Samens. Auf dem Grunde derselben stets etwas Zellinhalt.

Fig. 50. Oberhautzellen des reifen Samens von der Fläche desselben aus beobachtet.

Fig. 51. Einwirkung von Jod und Schwefelsäure auf die Oberhautzellen des reifen Samens. Die Gallerte ist nur aus verletzten Zellen herausgetreten. Die unversehrten Zellen lassen keine Gallerte heraustreten.

Fig. 52—64. Lepidium sativum L. Vergr. 200/1.

Fig. 52. Die Samenoberhautzellen mit stärkelosem Zellinhalt erfüllt. Kern deutlich sichtbar.

Fig. 53. Zellen vollkommen mit Stärkekörnern erfüllt.
Höhe der Zellen: 90—100 Mkm.
Breite der Zellen: 60 Mkm.

Fig. 54. Anfang der Verdickungen.

Fig. 55. Wandverdickungen bis auf den Grund der Zelle vorgeschritten.

Fig. 56. Zellinhalt auf Kosten der Wandverdickungen weiter verringert.

Fig. 57. Anlage der Wand des Nabels.

Fig. 58. Die secundären schleimigen Schichten sind gegen den Zellinhalt durch eine nicht quellbare Membran abgegrenzt.

Fig. 59. Die die secundären Schichten und den Zellinhalt von einander trennende Membran beginnt sich zu falten.

Fig. 60. Flächenansicht der Zellen von Fig. 59.

Fig. 61. Dieselben Zellen unter Wasser.

Fig. 62. Zellinhalt geschwunden.

Fig. 63. Oberhautzelle des reifen Samens von der Fläche desselben aus betrachtet.

Fig. 64. Reife Samen nach der Aufquellung mit Jod und Schwefelsäure versetzt.

Fig. 65—81. Alyssum calycinum L. Vergr. 460/1.

Fig. 65. Anfang der Verdickungen in den Randzellen des Samens. Der Zellinhalt ist von der ganzen Aussenwand ziemlich gleichmässig zurückgetreten.
Höhe der Zellen: 40—50 Mkm.
Breite der Zellen: 30—35 Mkm.

Fig. 66. Verdickungen parallel der Aussenwand weiter vorgeschritten.

Fig. 67—70 zeigen die weitere Entwickelung der secundären Schichten.

Fig. 71. Zellinhalt in Form eines schmalen Cylinders der innersten primären Wand aufsitzend. Bei Zusatz von Wasser zu den in Alkohol liegenden Schnitten liess sich eine feine Schichtung in den Verdickungsschichten erkennen.

Fig. 72. Es hat sich um den Zellinhalt eine von den bis dahin abgelagerten Schichten durch ihr Lichtbrechungsvermögen differente Schicht abgelagert. Letztere beginnt sich zu falten.

Fig. 73. Flächenansicht von den in Fig. 72 dargestellten Zellen.

Fig. 74. Zellinhalt vollkommen geschwunden.

Fig. 75. Flächenansicht von Oberhautzellen des reifen Samens.

Fig. 76. Zellen, die auf der Fläche des Samens befindlich sind, gänzlich mit Stärke erfüllt.

Breite der Zellen: 30 Mkm.
Höhe der Zellen: 25 Mkm.

Fig. 77. Erste Anlage der Verdickungen in diesen Zellen von dem äusseren Rande der Aussenwand der Zelle aus.

Fig. 78. Aus demselben Schnitt wie Fig. 71. Schichtung in den Verdickungen erkennbar.

Fig. 79. Oberhautzellen des reifen Samens.

Fig. 80. Oberhautzellen des reifen Samens unter Wasser aufgequollen.

Fig. 81. Dieselben nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure.

Fig. 82—96. Camelina sativa Crntz. Vergr. 200/1.

Fig. 82. Die Verdickungen legen sich von dem äusseren Rande der Aussenwand der Zelle aus an.

Höhe der Zellen: 30—40 Mkm.
Breite der Zellen: 40—45 Mkm.

Fig. 83. Verdickungen schon weiter vorgeschritten.

Fig. 84. Die Stärkekörner vermindern sich in dem oberen Theil der Zelle.

Fig. 85. Verdickungen noch weiter nach der Mitte der Zelle zu vorgeschritten. Nur noch wenig Stärkekörner.

Fig. 86. Die Form des Zellinhalts höchst unregelmässig, bedingt durch die unregelmässige Ablagerung der Verdickungen.

Fig. 87. Flächenansicht der Zellen von Fig. 86 bei oberflächlicher Einstellung des Mikroskops.

Fig. 88. Flächenansicht der Zellen von Fig. 86 bei tieferer Einstellung des Mikroskops.

Fig. 89. Stärke gänzlich geschwunden.

Fig. 90. Anlage der Schichten des Nabels.

Fig. 91. Schichtenbildung des Nabels weiter vorgeschritten.

Fig. 92. Zelle in verdünntem Alkohol (40 pCt.) nach Zusatz von Wasser. Die Gallerte des Nabels tritt in die denselben umgebenden Schichten ein.

Fig. 93. Flächenansicht der Zellen von Fig. 91.

Fig. 94. Oberhautzellen des reifen Samens.

Fig. 95. Dieselben Zellen, die in Fig. 92 gezeichnet sind, sind bei fernerem

Wasserzusatz aufgequollen. Die Gallerte des Nabels hat den noch vorhandenen Zellinhalt mitgerissen. Färbung durch Jod und Schwefelsäure.

Fig. 96. Zellen des reifen Samens aufgequollen und gefärbt durch Jod und Schwefelsäure.

Fig. 97—109. Sisymbrium Sophia. Vergr. 400/1.

Fig. 97. Zellen vollkommen ausgewachsen; nicht derartig mit Stärke erfüllt, wie bei den früher beschriebenen Arten.

Breite der Zellen: 40 Mkm.
Höhe der Zellen: 20—25 Mkm.

Fig. 98. Die Wandverdickungen beginnen von dem äusseren Rand der äusseren Wand der Zelle aus, sich anzulegen.

Fig. 99. Die Verdickungen sind an den Seitenwandungen der Zelle bis zum Grunde derselben vorgeschritten.

Fig. 100. Der Zellinhalt in Form eines Cylinders, der die primäre Aussen- und Innenwand der Zelle mit einander verbindet.

Fig. 101. Weitere Entwicklung der Verdickungen.

Fig. 102. Bildung der Schichten des Nabels.

Fig. 103. Die Schichtenbildung des Nabels weiter vorgeschritten.

Fig. 104. Zelle, wie sie in Fig. 103 unter Glycerin dargestellt ist, unter Wasser aufgequollen. Färbung durch Jod und Schwefelsäure.

Fig. 105. Nur noch wenig Zellinhalt in der Mitte des Nabels.

Fig. 106. Flächenansicht von Fig. 105.

Fig. 107. Reife Oberhautzelle unter Kalilauge.

Fig. 108. Flächenansicht einer Oberhautzelle des reifen Samens.

Fig. 109. Aufgequollene Oberhautzellen des reifen Samens nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure.

Fig. 110—121. Capsella Bursa pastoris Mnch. Vergr. 460/1.

Fig. 110. Ausgewachsene Oberhautzellen kurz vor Beginn der Verdickungen.

Höhe der Zellen: 20—25 Mkm.
Breite der Zellen: 30—32 Mkm.

Fig. 111. Anlage der Verdickungen.

Fig. 112. Verdickungen bereits bis auf den Grund der Zelle vorgeschritten.

Fig. 113. Nur noch wenig Stärkekörner als Zellinhalt vorhanden.

Fig. 114 u. 115 zeigen weitere Entwicklungsstadien der Zelle vor der Anlage der Schichten des Nabels.

Fig. 116 u. 117. Bildung der Schichten des Nabels.

Fig. 118. Oberhautzelle des reifen Samens.

Fig. 119. Flächenansicht der Oberhautzellen des reifen Samens.

Fig. 120. Die Zellen von Fig. 117 in Wasser aufgequollen nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure.

Fig. 121. Oberhautzellen des reifen Samens in Wasser aufquollen, nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure.

Ueber anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüthen während der Entwickelung der Frucht vor sich gehen.

Von

Carl Reiche.

Hierzu Tafel XXVII, XXVIII.

Während die ersten Entwickelungsstadien der Blüthentheile oftmals zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden sind, haben die weiteren Schicksale derselben eine nur beiläufige Behandlung erfahren oder sind überhaupt nicht in den Kreis der Beobachtung hineingezogen worden. Der Grund dafür ist leicht zu erkennen: jene ersten Entwickelungsstufen gewähren ein weitgehendes Interesse, indem die vergleichende Morphologie aus ihrem Studium wichtige Schlüsse über die gegenseitige Verwandtschaft von Pflanzen und Pflanzengruppen zu ziehen vermag. Dem gegenüber können die weiteren Schicksale der genannten Theile nur ein vorwiegend descriptiv-anatomisches Interesse beanspruchen.

Vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie aus haben wir jede Blüthe als einen Spross zu betrachten, für dessen Axe und Blätter in Bezug auf Stellung und Entwickelungsfolge im Wesentlichen dieselben Regeln gelten, wie für den Laubspross. Indess, dieselben Umstände, welche uns doch jenen von diesem unterscheiden lassen, indem sie seinen charakteristischen Bau bedingen, sie sind auch ein wichtiger Factor für die weiteren Schicksale der Kronentheile. In erster Linie ist es ihre gedrängte Stellung, die Häufung

vieler Organe auf beschränktem Raume, in manchen Fällen auch gegenseitiger Druck, die auf Weiterentwickelung oder Absterben von Kelch und Krone einwirken. Ferner kommt in Betracht die kurze Lebensdauer des einen oder beider dieser Kreise, die, wo sie farbig entwickelt sind, der Anlockung von Insekten dienen und nach geschehener Befruchtung als nunmehr entbehrlich geworden abgeworfen werden. — Als letzter sehr wesentlicher Factor, welcher zumal das Abfallen bez. Absterben der Perianthkreise bedingt, ist die Entwickelung der jungen Frucht zu nennen. Dadurch wird häufig Anlass zu Spannungen gegeben, denen Kelch oder Krone oder beide weichen müssen; in anderen Fällen dagegen führt gerade die Ausbildung der Frucht eine weitgehende Umgestaltung des einen oder anderen dieser Kreise herbei.

Die Aufgabe der vorliegenden Abhandlung ist mit diesen Ausführungen bestimmt. Jedoch ist es unmöglich, alle hierher gehörigen Erscheinungen in extenso zu erörtern. Denn bei der beträchtlichen Anzahl der oft umfangreichen Pflanzenfamilien liesse sich irgendwelche Vollständigkeit überhaupt nicht erreichen. Ich beschräuke mich daher auf Darlegung einiger Verhältnisse, welche untersucht werden konnten an heimischen, den wichtigsten Familien angehörigen Gewächsen, und an einigen interessanten fremdländischen, welche Herr Geheimrath Prof. Dr. Schenk die Güte hatte, mir aus dem hiesigen botanischen Garten zur Verfügung zu stellen. — Da wir im Folgenden die weitere Entwickelung der Perianthien nur insofern zu erörtern haben, als sie von der Ausbildung der Frucht abhängig ist, so werden wir nur solche Blüthen zur Untersuchung wählen, welche in Hinblick auf die oben aufgestellten Gesichtspunkte von grösserem Interesse sind. Wir haben es daher vorzugsweise mit complicirt gebauten Blüthen zu thun, und übergehen die, welche im wesentlichen nur die Geschlechtsorgane aufweisen, also die der meisten windblüthigen Pflanzen (Coniferen, Cupuliferen, Gramineen u. a.).

Was die benutzte Literatur betrifft, so sind als Hauptwerke zu nennen: Eichler, Blüthendiagramme I. und II.; Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie; Mohl, Ueber den Ablösungsprocess saftiger Pflanzenorgane, Bot. Zeitung 1860, No. 31.

Die specielle Literatur wird an den betreffenden Stellen des Textes citirt werden.

In der Anordnung der Familien folge ich der dritten Auflage von Eichlers Syllabus.

I. Monocotyleae.

1. Liliaceae.

Untersucht wurden: Tulipa gesneriana, Gagea silvatica, Ornithogalum arabicum, Muscari comosum, Scilla sibirica, Allium ursinum, Anthericum liliago, Polygonatum multiflorum, Convallaria majalis, Paris quadrifolia.

Da die Angehörigen dieser Familie Perigone corollinischee Natur tragen, so können hier Unterschiede im Verhalten von Kelch und Krone überhaupt nicht vorkommen. Wohl aber bieten die bei den einzelnen Gattungen verschieden weitgehenden Verwachsungsverhältnisse der Perianthkreise die Ursache zu ihren sehr abweichenden späteren Schicksalen. Denn während bei Lilium, Scilla, Gagea, Anthericum u. a. sechs getrennte Periogonblätter vorhanden sind, weisen zahlrriche andere, wie Convallaria, Muscari, röhrige oder glockige Perigone auf. Was die ersteren anlangt, so sind sie wieder in zwei Gruppen zu scheiden, nämlich

1. in solche, deren Perigonblätter sich in einer Trennungsschicht von der Axe ablösen, und
2. in solche, bei denen sie stehen bleiben, allmählich verwelken und unter dem Einfluss der Atmosphaerilien zu Grunde gehen.

Für Lilium als Repräsentant der ersten Gruppe gilt Folgendes. In den jugendlichen, noch halb meristematischen Knospen lässt sich mit Ausnahme der Gefässbündel keine lokale Verschiedenheit der Gewebe wahrnehmen. Diese tritt naturgemäss erst mit der Streckung der Blüthentheile und des Blüthenstieles ein, in denen dann der Längsdurchmesser der Zellen den Querdurchmesser weit übertrifft.

Die Zellen jedoch, welche in der Insertionszone des Perigons gelegen sind, nehmen an jener Streckung weit weniger Theil, als die über oder unter ihnen gelegenen Partien. In dem Maasse, als die einzelnen Theile der dem Aufblühen sich nähernden Knospe an Volumen gewinnen, werden auch die Basaltheile der Perigonblätter dicker. Dies kommt aber nicht allein durch eine entsprechende Streckung der dort gelegenen Zellen, sondern vorwiegend durch deren Theilungen zu Stande, so dass jene Stelle immer durch die Kleinheit ihrer Zellen ausgezeichnet bleibt. In der Knospe, deren Blüthenstiel und Perigon noch ziemlich in einer Geraden liegen, fällt die abweichende Grösse jener Zellen nicht so sehr ins Auge, als im entfalteten Perigon; denn im Scheitelpunkt des Winkels, welchen dann die Perigonblätter mit der Axe einschliessen, ist die fragliche Stelle gelegen. In den Knospen ist ihr Vorhandensein durch Messungen leicht zu constatiren. — In jener anatomisch wohl charakterisirten Zone findet nun die Loslösung der Perigonblätter statt. Es kommt also hier nicht, wie Mohl als für alle Blüthenblätter übereinstimmend angiebt, kurz vor dem Abfallen in dem bereits fertigen Gewebe der Blüthe zur Bildung eines Folgemeristems, welches wie beim Abfall der Laubblätter als Trennungsgewebe fungirt. Die Entwickelungsgeschichte lehrt vielmehr, dass die nachmals die Trennungszone darstellenden Zellreihen schon lange vorher vorhanden sind. Der Akt der Ablösung wird durch das Auseinanderweichen jener Zellen herbeigeführt. Vorher welkt das Perigon von oben nach unten ab, jedoch bleibt seine Basis, wie Mohl richtig bemerkt, noch saftig. Das Auseinanderweichen der Zellen ist von einer Veränderung ihres Inhaltes begleitet. In zwei vorliegenden Präparaten von Lilium candidum und Allium ursinum, in denen die Trennung schon z. Th. eingetreten ist, zeigt das Plasma veränderte Lichtbrechung und die Zellwände sind gelblich gefärbt — also nicht so völlig intact, wie Mohl es angiebt. — Den eben behandelten Liliaceen mit abfälligem Perigon wurden diejenigen gegenüber gestellt, deren bis zur Insertionsstelle freien Perigonblätter allmählich absterben. Gagea und Ornithogalum sind Angehörige dieser Gruppe. Die innen gelben, aussen grünen Blüthenblätter von Gagea, welche während der Blüthezeit sternförmig ausgebreitet sind, neigen nach dem Verblühen sich zunächst über dem Fruchtknoten zusammen, um sich bei dessen

weiterer Entwickelung wieder zu öffnen. Dabei welken sie mehr und mehr ab, ohne irgend welche anatomische Veränderung zu zeigen.

Bei dem untersuchten Ornithogalum trat eine weitgehende Degeneration der Perigonzipfel ein, so dass sie schliesslich nur dünne Hautstreifen ohne deutliche zellige Structur darstellten; sogar die unmittelbar an die Insertionsstelle angrenzenden Zellen des Axengewebes waren dadurch in Mitleidenschaft gezogen. Hinter diesen aber (also nach der Mitte der Axe zu) folgte in einem scharfen Bogen, dessen Concavität nach aussen gerichtet war, eine Reihe etwas eingeschrumpfter Parenchymzellen, die sich als stark verholzt erwiesen. Es ist klar. dass sie für das Absterben des Perigons belanglos sind, da dieses in anderen Fällen auch ohne analoge Bildungen vor sich geht; vielleicht fungiren sie nach Ablösung der Krone als Narbengewebe (vergl. später die Campanulaceen). Das persistirende Perigon von Paris nimmt bei der Fruchtreife die gelbliche Färbung der ganzen Pflanze an, ohne anatomische Veränderungen zu erleiden. Auf Längsschnitten durch die Blüthen der zu dieser Gruppe gehörigen Formen giebt sich die Persistenz des Perigons darin zu erkennen, dass im Gegensatz zu Lilium u. s. w. das Parenchym der Axe sich ohne jede Modification in das der Krone fortsetzt.

Bei den nunmehr zu erörternden Liliaceen kommt ein neuer Factor in Betracht; nämlich die Dimensionsänderungen des wachsenden Fruchtknotens. So lange es sich um getrenntblätterige Kronen handelte, wurde seiner Grössenzunahme durch die Petala kein Hinderniss in den Weg gestellt; denn diese sind ein wenig unterhalb desselben inserirt und könnten nur durch eine Umfangszunahme der Axe in der Insertionsstelle zum Weichen gezwungen werden. Anders bei Muscari, Convallaria und Verwandten. Und zwar wird die Collision zwischen beiden um so eher eintreten, je enger das Lumen des röhrigen oder glockigen Perigons, oder je beträchtlicher das Wachsthum der Frucht ist. Muscari zeigt Folgendes. Das flaschenförmige, zweien hinter einander stehenden und verwachsenen Blattkreisen gleichwerthige Perigon fällt beim Welken so zusammen, dass die sechszähnige Mündung sich schliesst, unter Degeneration ihrer Zellen. Der Fruchtknoten (in seiner grössten Breite gemessen) stellt im

Querschnitt ein gleichseitiges Dreieck dar, dessen Seitenlänge in einem vorliegenden Exemplar in der Blüthe 2 mm, kurz vor dem Abreissen der Krone 3 mm, unmittelbar nach demselben 4 mm beträgt, so dass die Umfangszunahme durch die successiven Werthe 6, 9, 12 mm bezeichnet werden; ein zwischen den beiden letzten liegender Werth würde dem Fall entsprechen, wo der wachsende Fruchtknoten die Cohaesion der abgewelkten Perigonwand überwindet. Dieses Wachsthum kommt erstens in einem radialen Druck zur Geltung, hervorgerufen durch die Vergrösserung des Fruchtknotens in der Querausdehnung, und zweitens in einem von unten nach oben wirkenden Zug, bedingt durch seine Höhenzunahme. Letzterer sprengt das Perigon in einem quer verlaufenden Risse über der Basis ab, so dass ein zierlicher sechsstrahliger Stern (den sechs ins Perigon eintretenden Gefässbündeln entsprechend) unter dem Fruchtknoten stehen bleibt; ersterer veranlasst längs verlaufende Einrisse in die untere ausgedehnte und dabei glockig erweiterte Partie des Perigons. — Ehe wir die Liliaceen verlassen, sei noch auf einen Umstand hingewiesen, dem wir in einer Anzahl der folgenden Familien unsere Aufmerksamkeit schenken müssen, nämlich auf die Beziehungen zwischen dem Bau der Fruchtknotenwand und dem der Perianthkreise, zumal des Kelches. Letzterer stellt in vielen später zu beschreibenden Fällen eine schützende Hülle um den jungen Fruchtknoten dar, die ihn vor Transpirationsverlusten, mechanischen Verletzungen, Angriffen von Parasiten bewahrt. Hier, wo die Perianthkreise mehr oder minder ephemerer Natur sind, haben sie diese Funktion nicht. Die Fruchtknotenwand ist daher einestheils durch ihre Dicke (Tulipa, Lilium), anderentheils durch den Saftgehalt ihrer Zellen (Asparagus, Convallaria) gegen die eine oder andere jener Gefahren hinreichend geschützt. Wo das Perigon persistirt (Paris, Gagea, Ornithogalum), ist es doch flach ausgebreitet, tritt also zur Fruchtknotenwand ebenfalls in keine Beziehung.

2. Amaryllidaceae.

Untersucht wurden: Leucoium vernum, L. aestivum, Narcissus pseudonarcissus.

Das sechszählige Perigon von Leucoium sitzt mit kreisförmiger

Insertion dem Scheitel des Fruchtknotens auf; unterhalb der Stelle, wo seine langgestreckten Zellen an die Fruchtknotenwand angrenzen, liegt in letzterer eine ziemlich mächtige Schicht kleiner, plasmareicher Zellen, welche die obere Bedachung der Fruchtknotenhöhle bildet. Zugleich mit Eintritt des Welkens der Krone beginnen die oberen Zellen jener Schicht sich chemisch zu verändern. Während sie bisher aus reiner Cellulose bestanden und denselben Anblick gewährten, wie irgend welche andere Zellen der Fruchtknotenwand, zeigen sie jetzt, indem das Plasma mehr und mehr schwindet, eine eine undurchsichtige, unregelmässig gebogene Membran, welche schliesslich in concentrirter Schwefelsäure unlöslich wird, in dieser Beziehung sich also verhält wie Kork. Mit dem fortschreitenden Wachsthum des Fruchtknotens vergrössert sich auch der Durchmesser der kreisförmigen Insertionsstelle des Perigons, wodurch der untere Rand desselben gedehnt und, da eine vollständige Degeneration seiner Zellen unterdessen eingetreten ist, zugleich gelockert wird. Die Gefässe zeigen sich in diesem Zustande theilweise mit gelben Zersetzungsproducten erfüllt, oft ziemlich weit in das Parenchym des Fruchtknotens hinein. Das Abfallen der Krone geschieht durch allmähliches Verwittern.

Zwischen den Unebenheiten der Vernarbungsfläche wurden oft Mycelien von Pilzen beobachtet; das feste, korkartige Gewebe dieser Stelle vermag jedoch einen wirksamen Schutz gegen das Eindringen von Schmarotzern zu gewähren.

Der in dieser Familie unterständige Fruchtknoten kann überhaupt in keine Beziehung zu den Blattkreisen der Krone treten und zeigt im Princip denselben Bau, wie der der kapselfrüchtigen Liliaceen.

3. Iridaceae.

Untersucht wurden verschiedene Arten von Iris und Gladiolus.

Die oberständigen Perigone welken von oben nach unten ab; bei Iris bleiben sie im vertrockneten Zustande noch ziemlich lange auf dem Scheitel des Fruchtknotens stehen; bei Gladiolus fallen sie zeitiger ab, infolge der weitgehenden Degeneration, welche das Zellgewebe des Perigons erleidet. An der Stelle, wo das grüne Paren-

chym des Fruchtknotens an das farblose der Perigonbasis angrenzt, geben sich die ersten Anzeichen des beginnenden Absterbens durch Verringerung des Volumens der dort gelegenen, etwas kleineren Zellen kund, deren Wandungen sich deshalb wellig hin- und herbiegen. Später weichen sie unter Verfärbung ihres Inhalts gänzlich auseinander.

4. Orchidaceae.

Untersucht wurden: Orchis latifolia, Gymnadenia conopsea, Listera ovata.

Das Gewebe der Fruchtknotenwand setzt sich allmählich in das der Perigonblätter fort; letztere nehmen beim Welken, ebenso wie das Gewebe am Scheitel der Kapsel, eine bräunliche Färbung an. Die abwelkende Krone bleibt (bei den untersuchten Arten) bis zur Fruchtreife auf der Kapsel stehen.

5. Alismaceae.

Untersucht wurden: Alisma plantago, Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus.

Kelch und Krone vertrocknen allmählich, während die Früchte reifen. In der einhäusigen Sagittaria gehen die ♂ Blüthen nach dem Verstäuben der Antheren zu Grunde. Dabei vertrocknen zunächst die Blüthen selber, dann stirbt das darunter befindliche Stück des Blüthenstieles ab, indem seine Zellen von aussen nach innen fortschreitend collabiren und sich verfärben. Und zwar kann das Ende des Blüthenstieles schon völlig todt, sein Gewebe zu einem dünnen Strange zusammengeschrumpft sein, während sein an die Axe grenzender Anfangstheil völlig frisch erscheint, auch unter dem Mikroskop keine Veränderungen erkennen lässt. Schliesslich wird auch er von der fortschreitenden Degeneration erfasst und fällt, wenn diese bis zur Hauptaxe vorgedrungen ist, von ihr ab.

II. Dicotyleae.

6. Polygoneae.

Untersucht wurden: Polygonum bistorta, Rumex maritimus.

Das Perigon von Polygonum bleibt als häutige Hülle um die reifende Frucht stehen, ohne wesentliche anatomische Veränderungen zu erfahren. Anders dasjenige von Rumex. Von den 6 Perigonblättern wachsen die 3 inneren mit der Frucht weiter und bilden eine sie eng umschliessende dreiklappige Hülle. Ueber dem Mittelnerv einer solchen Klappe steht bei manchen Arten von Rumex, z. B. dem untersuchten R. maritimus, eine derbe, weisslich erscheinende Schwiele. Sie ist bereits im Perigon zur Blüthezeit vorhanden, nimmt aber während der Fruchtreife an Dicke zu und zeigt unter der Epidermis, welche sich von der angrenzenden Fläche der Klappe über sie wegzieht, ein grosszelliges Gewebe. Dieses verholzt allmählich, aber weit schwächer als der Bastbeleg des unter jenem Wulst befindlichen Gefässbündels.

7. Chenopodiaceae.

Untersucht wurden: Chenopodium ficifolium, Atriplex hastatum, Beta vulgaris, Kochia scoparia, Salsola Kali.

Die unscheinbaren Perigone vieler Chenopodiaceen erleiden während der Entwickelung der Frucht einige Veränderungen, welche in den einzelnen Gattungen sehr verschieden und daher von systematischem Werthe sind. Ausgeschlossen davon ist die Gattung Chenopodium selber, deren Perigon keine bemerkenswerthe Weiterbildung erfährt. Am nächsten daran anschliessend, also am einfachsten ist der Fall, dass das Perigon durch Dickenwachsthum seiner Zipfel fleischig wird, so bei Beta. Ist damit ein Auftreten von rothen Farbkörpern in den Zellen verbunden, so liegt der durch Blitum repräsentirte Fall vor. Eine wesentliche Grössenzunahme bei Erhaltung der äusseren Form erfährt das zweitheilige Perigon der ♀ Blüthe von Atriplex. Seine beiden Theile wachsen zu grossen, dreieckigen, am Rande gezähnten Klappen aus, welche flach auf einander gelegt, den Fruchtknoten bedecken. Sie bestehen aus einem

lockeren, chlorophyllhaltigen Parenchym mit reichlichem Calciumoxalat und tragen Spaltöffnungen auf der Aussenseite. Complicirter sind die Verhältnisse von Salsola und Kochia. Hier bildet sich auf dem Rücken eines jeden Perigonzipfels ein flügelförmiger Auswuchs. Seine Entwickelung wurde an Salsola genauer verfolgt. Die häutigen Perigonzipfel der Knospe und entfalteten Blüthe sind noch völlig ohne Andeutung jenes Gebildes; sie bestehen aus dünnhäutigen, farblosen Zellen, von denen die Wandungen der in den mittleren Partien gelegenen dicht mit sehr kleinen, wohlausgebildeten Krystallen besetzt sind; der Rand jedes Perigonblattes bleibt stets frei davon. Im unteren Drittel derselben verläuft der Quere nach eine Zone kleinerer, grünlicher Zellen. Diese rückt beim Wachsthum des Perigons höher, in ihr treten Zelltheilungen ein und lassen nach aussen eine Hervorwölbung entstehen. Sie vergrössert sich rasch und wächst zu einem flügelförmigen Anhange aus, der, sich senkrecht zur Längsausdehnung der Perigonzipfel an diese ansetzend, sie weit an Grösse übertrifft. Unterdessen sind die Zellen des Perigons zwischen dessen Insertionsstelle und der Ansatzlinie des Flügels stark verholzt; sie bilden eine feste Hülle um den dünnwandigen Fruchtknoten; auch die Bastbelege der Gefässbündel im Flügel verholzen und steifen ihn dadurch aus. Die Spitze jedes Perigonzipfels schlägt sich oberhalb der Insertionsstelle des Flügels nach innen, so dass der Scheitel der Frucht wie von einem Dache allseitig überwölbt wird; auch hier sind Verholzungen eingetreten.

8. Nyctagineae.

Untersucht wurden: Mirabilis longiflora, M. Jalapa; Oxybaphus viscosus.

Ueber die Blüthen der Nyctagineen liegen eine Reihe von Untersuchungen vor[1]), welche zumal die Entwickelungsfolge und morphologische Dignität der Blüthe und des Involucrum ins Auge fassen; auch der eigenthümlichen Weiterbildung der stehenbleibenden Basis

1) Duchartre, Organogénie et Embryogénie des Nyctaginées. Annales des sc. nat., II. série, IX. vol. — Bernhard Finger, Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Mirabilis Jalapa; Dissertation.

des Perigons ist darin gedacht. Letztere soll uns hier nochmals beschäftigen, da die vorhandene Literatur wohl das Factum angiebt und einige makroskopische Befunde darstellt, aber nicht auf die Structurverhältnisse der persistirenden Gewebe näher eingeht. Wie Duchartre richtig beschreibt, zeigen sehr junge Knospen noch ein völlig gleichmässiges Parenchym im ganzen Perigon, dessen Röhre einen überall gleichweiten Cylinder darstellt. Bald aber entsteht in diesem, ein wenig oberhalb der Insertionsstelle, eine leichte Einbiegung der Aussenwand, welcher eine ebensolche an der Innenwand entspricht. Oberhalb derselben tritt eine rasche Streckung des Perigons ein, unterhalb dagegen bleibt das Gewebe noch völlig meristematisch, zumal um die in der Mitte der Wand gelegenen Gefässbündel herum. Damit ist der erste Schritt zu jener später so beträchtlichen Verschiedenheit der Gewebe gethan. Die Stelle, wo die besprochene Einbiegung erfolgte, wird zur Zeit der Entfaltung der Krone durch Längenwachsthum an der Basis soweit gehoben, dass sie oberhalb des Fruchtknotens zu stehen kommt. Zu gleicher Zeit hat sich das Basalstück weit ausgebaucht und stellt ein kugeliges Gewölbe dar, nach oben verengt durch jene Einbiegung; sie verläuft in Form eines ringförmigen Wulstes und lässt eine nur enge, runde Oeffnung frei zum Durchtritt des Griffels und der Staubfäden. Dieser Wulst ist weit stärker nach innen aufgetrieben, als der Biegung der Aussenwand entspricht. Es befinden sich dort lange, prismatische Zellen, deren grösserer Durchmesser senkrecht zur Contour der Einbiegung gerichtet ist (Taf. XXVII, Fig. 1); ihre Bedeutung werden wir später kennen lernen. Aus den meristematischen mittleren Zelllagen des Basalstückes haben sich unterdessen prosenchymatische Zellen entwickelt, welche, zu lückenlosen Zügen verbunden, die Gefässbündel allseitig umkleiden. In diesem Zustande befindet sich der Basaltheil des Perigons zur Blüthezeit. Ist sie vorüber, so wird der obere Theil desselben durch eine kurz vorher gebildete Trennungsschicht abgeworfen, wie Mohl richtig angiebt. Der stehenbleibende Basaltheil erfährt nunmehr ein ausgiebiges Längen- und Dickenwachsthum. Er behält dabei seine kugelige Gestalt und schliesst die an seinem Scheitel befindliche Oeffnung. Es wachsen zu diesem Zwecke die oben erwähnten prismatischen Zellen bedeutend in die Länge, theilen sich erst selten,

dann häufiger durch Querwände, bis sie endlich in der Mitte der Oeffnung zusammenstossen, sie also verschliessen (Fig. 2). Weil diese Zellen von fünf in gleichen Abständen auf dem Wulst gelegenen Punkten aus ein geförderteres Wachsthum zeigen, als in den dazwischen liegenden Partien, so bildet die Stelle, wo der Zusammenstoss der nach der Mitte wachsenden Zellen erfolgte, einen fünfstrahligen Stern (Fig. 3). Die prosenchymatischen Zellen in der Umgebung der Gefässbündel fangen an zu verholzen, ebenso die Epidermis der Aussenwandung und die prismatischen Zellen im Scheitel. So entsteht endlich eine allseitig geschlossene, kugelige, harte, nussartige Hülle (induvium bei Duchartre), in welcher der einsamige, dünnhäutige Fruchtknoten verborgen liegt. Insofern hier ein Theil des Perigons nicht in der typischen Gestalt eines solchen, sondern vielmehr (physiologisch) als ein Perikarp auftritt, liegt hier eine interessante Anpassungserscheinung vor.

Die beiden untersuchten Arten von Mirabilis stimmen in den geschilderten Verhältnissen völlig überein; ebenso im wesentlichen Oxybaphus. Nur erheben sich hier unter der Epidermis des persistirenden Basaltheiles an einzelnen Stellen Gruppen dicht gestellter, prismatischer Zellen, welche die Epidermis in die Höhe treiben. Sie erreichen im ausgewachsenen Zustande eine bedeutende Länge bei fast verschwindend kleiner Breite. Schliesslich geht die sie überkleidende Epidermis verloren, die einzelnen Zellen trennen sich an ihren Langseiten von einander und erscheinen als hin und her gebogene zarte Fäden. Makroskopisch geben sich diese Zellcomplexe als weisse Flecken zu erkennen, die in fünf starken Längs- und schwächeren dazwischen gelegenen Streifen die erhärtete und dunkel gewordene Aussenwand des basalen Perigontheils überziehen.

9. Caryophyllaceae.

Untersucht wurden: Scleranthus annuus, Corrigiola litoralis, Holosteum umbellatum, Cerastium spec.?, Dianthus Carthusianorum, D. Armeria, Tunica prolifera, Cucubalus baccifer, Agrostemma githago, Lychnis macrocarpa, L. viscaria.

Diese Familie enthält in ihren drei Untergruppen der Paronychieae, Alsineae und Sileneae, aus denen die obigen Vertreter ge-

wählt sind, eine Reihe sehr verschiedenartiger Formen, welche namentlich hinsichtlich der Weiterentwickelung des Kelches einige hier zu besprechende Eigenthümlichkeiten aufweisen. — Was indessen zunächst die Petala betrifft, so sind sie bekanntlich in sehr verschiedenem Grade ausgebildet, entweder fehlend oder nur als kleine Schüppchen bei manchen Paronychien und Saginen, ganzrandige oder zertheilte ovale Blättchen bei den Alsineen, langbenagelte und oft mit Nebenkronen versehene Gebilde bei den Sileneen — alle aber darin übereinstimmend, dass ihre Ablösung von der Axe nicht spontan durch eine Trennungsschicht, sondern durch Verwittern oder mechanisches Abreissen erfolgt. In der Blüthe mancher Alsineen (Holosteum, Moenchia, Cerastium u. a.) drücken die den Fruchtknoten eng umschliessenden Kelchblätter die Petala an jenen an; sie persistiren alsdann in Form durchsichtiger, trockener Häutchen, bis sie mit der entleerten Kapsel zu Grunde gehen. In der Gruppe der Sileneen werden sie häufig abgerissen; dies kann auf zweierlei Weise zu Stande kommen, wie sich deutlich an Agrostemma Githago und Lychnis vespertina verfolgen lässt. Der Kelch der ersteren Pflanze bildet eine dem Fruchtknoten dicht anliegende, oben enger werdende Hülle, der der letzteren nur einen ihn locker umkleidenden Mantel. Der wachsende Fruchtknoten muss daher die Petala ersterer, welche nicht seitlich ausweichen können, abreissen, während er die letzterer zunächst nur zur Seite drängt. Nun legen sich aber in diesem Falle zugleich die welkenden Kronblätter mit dem oberen Theil des Nagels und der Platte dem Scheitel der Kapsel auf und kleben dort durch Desorganisation ihrer Zellen so fest an, dass eine geschlossene Haube entsteht; diese wird natürlich von dem höher wachsenden Fruchtknoten abgerissen. Wo der Kelch weitglockig ist, wie bei Cucubalus, findet dagegen nur ein Wegdrängen statt. Die Petala der Sileneen besitzen ein gemeinsames ringförmiges Basalstück; es bleibt nach der Abtrennung der Krone als zierlicher Stern unter dem Fruchtknoten stehen.

Mehr Interesse bietet der Bau des Kelches. Es giebt kaum eine andere Familie, die deutlichere Beweise von der weitgehenden Correlation in der Entwickelung des Fruchtknotens und Kelches zu geben vermöchte. Denn alle Zwischenstufen sind hier vertreten

zwischen den ebenfalls vorhandenen Grenzfällen: festgebauter Kelch und dünne, häutige Fruchtknotenwand einerseits; stark entwickelte Kapselwand und laubartiger Kelch andererseits.

Um mit dem zuerst genonnten Grenzfall zu beginnen, so findet dieser sich ausgeprägt in der Gattung Scleranthus, zu den Paronychieen gehörig. Die Glieder dieser Familie besitzen sogenannte Schlauchfrüchte, d. h. der einzige Same liegt bei der Reife in dem dünnhäutigen, ihn locker umschliessenden Fruchtknotengehäuse. Dieses ist vom Kelche umgeben. Bei Scleranthus zeigt derselbe folgenden Bau. Während die bei S. perennis zusammeneigenden, bei S. annuus gespreizten Kelchzipfel keine Besonderheit im Aufbau erkennen lassen, tritt uns in der Kelchröhre eine ausserordentlich feste Construction entgegen. Unter der Epidermis liegt ein Mantel tangential gestreckter, mit ihren Enden zackig in einander greifender, prosenchymatischer Zellen, deren Wände bald völlig verholzen. Nun weist der Kelch zehn nach aussen vorspringende Kanten und dazwischen ebensoviel Vertiefungen auf. Während in den letzteren jener Mantel tangential gelegener Zellen von der Aussen- bis zur Innenwand des Kelches reicht, lässt er, in den Kanten sich bogenförmig nach aussen wölbend und dadurch eben diese hervorrufend, den Innenrand des Kelches frei. Diese Stellen werden ausgefüllt von verticalen Zügen stark verholzter Zellen, welche nach aussen an jene senkrecht zu ihnen verlaufenden tangentialen Binden, nach innen aber an die schwach entwickelten Gefässbündel anstossen.

Der Kelch erscheint somit als ein fester Panzer um den Fruchtknoten herum, der zu $^3/_4$ seiner Länge nur eine dünne, aus Zellen mit gewellten Wänden bestehende Membran darstellt; das obere der Kelchmündung zugekehrte Viertel dagegen ist verholzt.

In der Blüthe von Agrostemma Githago überwiegt die Entwickelung des Kelches ebenfalls die des Fruchtknotens, doch nicht mehr in so hohem Grade. Der Bau des ersteren ist folgender (Fig. 4). Er besitst zehn scharf nach aussen hervortretende Kanten, zwischen welche sich dünnere, heller gefärbte Partien befinden. Jene Kanten haben unter der Epidermis einige Reihen chlorophyllhaltiger Parenchymzellen; darunter einen im Querschnitt ovalen Strang eines prosenchymatischen, bald sehr stark verholzenden Gewebes; unterhalb dessen, also nach der Innenwand des Kelches zu,

liegen die Gefässbündel. Die Epidermis der Innenseite ist an älteren Exemplaren schwach verholzt. — Dieser Kelch nun mit seinen abwechselnd dicken sclerenchymatischen und dünnen parenchymatischen Partien vermag ausgezeichnet einerseits dem Wachsthum des sich gewaltig vergrössernden Fruchtknotens zu folgen, andererseits ihm den nöthigen Schutz gegen äussere Einflüsse zu geben. Fände, wie bei Scleranthus, keine beträchtliche Grössenzunahme der Kapsel statt, so könnte der Kelch einen gleichmässig festen Panzer, wie es dort der Fall war, darstellen. In derselben Weise aber, wie z. B. die starren Chitinringe des Insektenleibes durch biegsame Ligamente verbunden sein müssen, um Bewegungen des Thieres zu ermöglichen, so müssen hier zwischen die dicken Sclerenchymstränge dünne wachsthumsfähige oder doch dehnbare Gewebestreifen eingeschaltet werden. Und zwar scheint es sich, wenigstens wenn der Kelch eine gewisse Grösse erreicht hat, nur um Dehnungen jener Partien zu handeln. Denn je weiter die Kanten auseinander rücken — ihre Maximal-Entfernungen betrugen bei einer Knospe mittleren Alters 1,75 mm, bei einer Blüthe 3,5 mm, bei einer fast reifen Frucht 4,7 mm) — um so flacher werden sie. Dies kann nur von dem Zug herrühren, den die gedehnten beiderseitig angrenzenden Partien auf sie ausüben. Uebrigens liessen sich in ihnen nie radiale Theilungen, sondern nur tangentiale Streckungen nachweisen. Schliesslich aber vermag diese Dehnung der Grössenzunahme der Kapsel nicht mehr zu folgen, es treten dann Längsrisse in den dünnen Stellen auf. — Was den Schutz anlangt, den der Kelch von Agrostemma der jungen Kapsel zu bieten vermag, so sind seine sclerenchymatischen Partien, wie ohne weiteres ersichtlich ist, sicherlich sehr geeignet dazu. Den dünneren Streifen genügt zur Erfüllung dieser Aufgabe wohl bereits die schwache Verholzung, welche die Epidermis ihrer Innenseite erleidet. Uebrigens ist die gesammte Aussenseite des Kelches dicht mit Haaren besetzt. Der kegelförmige Fruchtknoten, der von einem so complicirt gebauten Kelche umgeben ist, besitzt sehr dünne, nach oben zu dicker werdende Wände, die aus einem chlorophyllhaltigen Parenchym dünnwandiger Zellen bestehen (Fig. 5). Der Scheitel der Kapsel dagegen, der aus der Kelchmündung hervorragt, hat stark verholzte Aussenwände und dicke Bastbelege der Gefässbündel.

Als weiteres Beispiel der correlativen Entwickelung von Kelch und Fruchtknotenwand wählen wir die Blüthe von Dianthus Carthusianorum und D. Armeria, welche beide die gleichen Verhältnisse zeigen. Man könnte hier bereits schwanken in der Entscheidung, ob der Kelch oder die Kapselwand eine stärkere Ausbildung aufweise; sie dürfte aber doch wohl dem ersteren zuzusprechen sein wegen der beträchtlichen, verholzten Belege seiner Gefässbündel, die zu einem festen, geschlossenen Ringe zusammentreten (Fig. 6). Der Kelch hat eine geringe Dicke; auf die starke Epidermis folgt der genannte Holzring und die Gefässbündel, dann Schwammparenchym und die Epidermis der Innenseite. Die Fruchtknotenwand ist etwas dicker, sie lässt drei Gewebeschichten erkennen (Fig. 7): eine Epidermis, aus prismatischen Zellen bestehend, die etwas höher als breit sind; dann mehrere Reihen Parenchym und die aus prismatischen, äusserst dünnwandigen Zellen zusammengesetzte Epidermis der Innenseite. Tunica prolifera und zahlreiche Alsineen (Holosteum, Cerastium) sind Beispiele für ziemlich gleichartige Entwickelung von Kapselwand und Kelch. Dabei hat Tunica noch eine besondere Eigenthümlichkeit. Bekanntlich werden ihre zu einem Köpfchen zusammengestellten Blüthen von grossen, trockenhäutigen Hüllblättern umgeben. Kelch und Fruchtknotenwand sind im wesentlichen gebaut wie diese letzteren. Sie bestehen sämmtlich nur aus wenigen Zellschichten, deren Wandungen in den Hüllblättern früher und stärker verholzen als im Kelche, und in diesem wieder stärker als in der Kapselwand. Letztere stellt, wenn die Hüllen beträchtlich verholzt sind, noch eine glashelle, biegsame Membran dar, durch die hindurch man die Samen deutlich zu erkennen vermag. Dieselbe Function, welche in den bisher besprochenen Fällen auf zwei Organe vertheilt war, wird hier durch drei erfüllt; infolgedessen braucht jedes einzelne für sich keine bedeutende Entwickelung zu zeigen. Angedeutet findet sich übrigens ein solches Verhältniss auch bei Dianthus, wo der aus zwei decussirten am Grunde verbundenen Blattpaaren bestehende Calyculus die Basis jeden Kelches ebenso umhüllt, wie das Involucrum von Tunica das ganze Köpfchen. Aus der geringen Stärke des Kelches erklärt sich auch die Eigenthümlichkeit von Tunica, dass die wachsende Kapsel jenen frühzeitig zerreisst. Die oben genannten Alsineen bieten wenig Charak-

teristisches. Die Wand des Kelches und Fruchtknotens besteht aus parenchymatischen Zellen mit gewellten Wänden; die des ersteren verdicken sich und verholzen von oben nach unten, die des letzeren von unten nach oben fortschreitend.

Stellten die zuletzt besprochenen Formen gewissermaassen die Gleichgewichtslage dar, in der die Entwickelung von Kelch und Kapselwand sich befindet, so wird sie in der nun zu behandelnden Lychnis macrocarpa und Cucubalus baccifer zu Gunsten der letzteren überschritten. Der Fruchtknoten der genannten Lychnis wird von einem locker anschliessenden Kelche (Fig. 8) umgeben, dessen dünne Wand (nur Schwammparenchym) von zahlreichen Gefässbündeln durchzogen wird. Die Wand der Kapsel dagegen, über 1 mm dick, besitzt nach aussen zu eine Schicht eng aneinander liegender prismatischer Zellen; darauf folgt ein mächtiges Parenchym, dessen Zellen nach innen zu immer dünnwandiger werden und schliesslich an die grossen, sehr dünnwandigen Zellen der inneren Epidermis angrenzen (Fig. 9). — Der weite, offene Kelch endlich von Cucubalus hat laubartige Beschaffenheit; er tritt zur Frucht in keine Beziehung. Denn diese ist eine saftige Beere, bedarf also irgendwelcher Schutzhüllen gar nicht.

10. Ranunculaceae.

Untersucht wurden: Thalictrum flavum, Clematis viticella, Anemone nemorosa, A. ranunculoides, A. silvestris, Ranunculus ficaria, Myosurus minimus, Trollius europaeus, Caltha palustris, Delphinium Consolida, Nigella sativa, Aconitum Stoerkianum.

Die Ranunculaceen zeigen, wenigstens in den aufgeführten Vertretern, eine grosse Einförmigkeit der hier zu betrachtenden Verhältnisse. Gleichviel, ob Kelch und Krone vorhanden, oder einer dieser Kreise fehlt oder in modificirter Form entwickelt ist (Nigella, Delphinium, Aconitum), stets erleiden sie die gleichen Schicksale. Das in der Knospe ziemlich eng aneinander schliessende, in der Blüthe durch grössere Intercellularräume getrennte Parenchym des Fruchtbodens ist von einer Epidermis bekleidet, deren prismatische, oben etwas verbreiterte Zellen äusserst gedrängt stehen und den am Grunde ein wenig dünneren Perianthblättern hart anliegen. Auf

Längs- und Flächenschnitten gewahrt man zwischen dem Parenchym des Fruchtbodens und der Blüthenblätter, also genau in der Insertion der letzteren, eine mehrreihige Zone kleiner, plasmareicher Zellen. Diese sind bereits in der Knospe vorhanden, wenn auch weniger auffällig, da deren Parenchym an und für sich noch gleichförmiger ist als in der Blüthe. In manchen Fällen, wie bei Clematis, Anemone, ist diese Zone (wenigstens an Alkoholmaterial) durch eine dunkle Färbung ausgezeichnet, welche immer intensiver wird, je mehr sich das Blatt dem Abfallen nähert. Dies wird durch das Auseinanderweichen der Zellen in jener Zone herbeigeführt.

Da die Perianthkreise sämmtlicher Ranunculaceen zeitig abfallen, zu den sich entwickelnden Kapseln also in keine Beziehung treten können, so sind letztere auf eigenen Schutz angewiesen. So lassen die Kapseln von Aconitum bald Verholzung der Epidermis der Innenseite eintreten; die von Anemone ranuncoloides sind von gedrängt stehenden, an der Basis verholzten Haaren bedeckt; die aus dünnem Parenchym bestehenden Wände der Fruchtknoten von Anemone silvestris haben eine nur sehr gering entwickelte Epidermis, sind aber dafür in ein dichtes Wollkleid gehüllt. Vielleicht vermag auch die zumal in der Jugend gedrängte Stellung der Früchtchen ihnen einen Schutz gegen Transpirationsverluste zu gewähren, indem sie mit ihren Breitseiten aneinander liegen und nur die schmalen Rückenseiten nach aussen kehren. Später tritt allerdings mit zunehmender Volumenvergrösserung ein Spreizen derselben ein; dann sind sie aber auch bereits in irgendwelcher Weise, wie oben angegeben, gegen Transpirationsverluste, Parasiten etc. geschützt.

Beiläufig möge bemerkt werden, dass jene oberflächlich gelegenen prismatischen Zellen nach dem Abfallen der Krone sich bedeutend vergrössern und so über die entstandene Narbenstelle sich hinweglegen.

11. Nymphaeaceae.

Untersucht wurden: Nymphaea alba, Nuphar luteum.

In sehr jungen, dicht mit Stärke gefüllten, kaum erbsengrossen Knospen von Nuphar ist ein noch überall meristematisches Gewebe vorhanden. Mit dem Schwinden der Stärke tritt aber in den nur

wenig vergrösserten Knospen die Bildung einer Trennungsschicht in der Insertionsstelle von Kelch und Krone auf. Infolge irgend welcher chemischen Veränderungen in den Zellwandungen werden diese mehr und mehr undurchsichtig, so dass schliesslich in älteren Blüthen ein quer die Insertionsstelle durchsetzender dunkler Streifen vorhanden ist. Die dort gelegenen Zellen weichen nicht blos in ihren Mittellamellen auseinander, sondern ihre Wandungen trennen sich auch der Quere nach. Daher besitzt die Narbenstelle eine sehr unregelmässig eingerissene Oberfläche.

12. Papaveraceae.

Untersucht wurden: Papaver somniferum, Glaucium luteum, Eschscholzia californica, Bocconia cordata.

Die Kelch- und Kronentheile sind in dieser Familie durch grosse Hinfälligkeit ausgezeichnet und geben, da sie zugleich eine bedeutende Grösse besitzen, ein geeignetes Material, die Ursache dieser Erscheinung, soweit sie anatomisch sich nachweisen lässt, zu studiren. Es handelt sich hier, wie zu erwarten, wieder um das Auftreten einer Trennungsschict; ihre Entwickelung wurde an Eschscholzia genauer verfolgt. Meristematische und auch schon etwas ältere Knospen, in denen die Pollenkörner nicht mehr zu Tetraden verbunden sind, lassen ein überall gleichförmiges Gewebe wahrnehmen. Dann aber beginnt bei fortschreitendem Längenwachsthum der Kronblätter ein Gegensatz zwischen den gestreckten Zellen der letzteren und den isodiametrischen ihrer Insertionsstelle sichtbar zu werden. Die Filamente der Stamina sind zu dieser Zeit noch nicht in den gestreckten Zustand eingetreten, daher ist der besprochene Gegensatz in der Grösse der Zellen hier noch nicht wahrzunehmen. Die Zone, in welcher er zum Ausdruck kommt, ist zugleich durch reichen Plasmainhalt ausgezeichnet. In ihr finden, bereits in Knospen, in deren Petala das gelbe Pigment sich eben erst zu bilden beginnt, zahlreiche Theilungen, zumal parallel der Blüthenaxe statt, so dass, obwohl sich die Breite der Insertionsstelle (auf Längsschnitten gemessen) vergrössert, sie doch immer als eine Lage kleiner Zellen erscheint. Ihr Vorhandensein ist schon bei Lupen-Vergrösserung deutlich zu bemerken, da sie als ein wegen

der zahlreichen Wände wenig durchsichtiger, dünner Strang sich darstellt. Die Entwickelung dieser Trennungszone stimmt also mit der von Lilium überein.

Die Ablösung des Kelches wird durch die Entfaltung der Krone herbeigeführt. Der Kelch von Eschscholzia stellt eine dünnhäutige einblättrige Mütze dar, die mit ihrem unteren Rande perigyn auf der wallförmig emporgehobenen Axe inserirt ist. Nimmt nun in ihrem Innern das Volumen der sich streckenden Kronentheile zu, so wird sie dadurch in ihrer Mitte ausgebaucht und infolge dessen ein Zug ausgeübt, welcher den Zusammenhang des Kelches mit der Axe an der sehr dünnen Insertionsstelle löst. Denn von dem Druck, welcher auf die infolge der Ausbauchung schiefgestellte Kelchwand wirkt, kommt ein Theil als Zug zum Ausdruck. Es tritt dabei der Riss nicht immer auf einmal in der ganzen Ausdehnung der Insertionsstelle ein, sondern häufig nur an einer Stelle, was auf ungleich vertheilte Zugkräfte oder ungleichen Widerstand schliessen lässt. In diesem Falle drängen Krone und Staubgefässe sich aus der Oeffnung hervor, erweitern sie und bringen den Kelch zum Abfallen. Dieser sitzt zunächst noch den zusammengefalteten Kronblättern als Mütze auf, und wird dann mehr oder weniger weit der Länge nach zerrissen. Bei Papaver kommen dieselben Druck- und Zugkräfte ins Spiel; nur wird der Act des Abfallens schneller vollendet sein, da hier zwei getrennte Sepala vorhanden sind, longitudinale Einrisse also gar nicht gemacht zu werden brauchen.

13. Fumariaceae.

Untersucht wurde Corydalis cava.

Auch hier findet die Ablösung des Perianthes in einer, wenn auch nicht sehr deutlichen Trennungszone statt.

14. Cruciferen.

Untersucht wurden: Matthiola incana, Brassica napus, Erysimum cheiranthoides, Draba verna, Alyssum calycinum.

Die Cruciferen zeigen ein sehr gleichmässiges Verhalten. Die Ablösung der Kronblätter geschieht in einer kleinzelligen Trennungs-

schicht; dasselbe gilt für die Kelchblätter, sofern sie überhaupt abfällig sind, unter den deutschen Cruciferen also z. B. nicht für Alyssum calycinum.

15. Hypericaceae.

Untersucht wurden: Hypericum perforatum und H. hirsutum.

Das Parenchym der Axe setzt sich ohne Unterbrechung in das der Kelch- und Kronblätter fort. Die Zellen letzterer fallen im Alter zusammen und nehmen eine bräunliche Färbung an. Ist ihre Desorganisation bis zur Insertionsstelle fortgeschritten, so tritt allmählich eine Ablösung ihres abgestorbenen Gewebes von der Axe ein. Die Kelchblätter dagegen bleiben stehen.

16. Malvaceae.

Untersucht wurden: Althaea narbonnensis, Malva alcea, Abutilon Avicennae.

Die Kronenblätter besitzen unter sich und mit den Staubgefässen ein gemeinsames Basalstück, welches nach innen eingebogen, etwas unterhalb der Fruchtknoten inserirt ist; eine Trennungszone ist nicht wahrzunehmen. Der Innenrand des Basalstückes und des Staubfadenringes liegt den Fruchtknoten dicht auf und wird, wenn die Krone bereits stark abgewelkt ist, durch die Volumenzunahme der wachsenden Früchte abgesprengt, bis auf einen kleinen stehenbleibenden Rand.

Der Kelch, mit einer drei- bis vielspaltigen Aussenhülle versehen, wächst nach dem Ausfallen der Krone über die jungen Früchte hinweg, so dass seine Zipfel über der Blüthenaxe zusammenstossen (Malva, Althaea) oder umgiebt sie nur an der Seite (Abutilon). Er besteht aus einem lockeren Parenchym, dessen Lücken mit fortschreitendem Wachsthum des Kelches immer grösser werden. Die Epidermis seiner Innenseite ist stärker sls die äussere, dafür ist aber letztere mit dichtgestellten Sternhaaren bekleidet, welche beträchtlich verholzen, zumal ihr Fussstück. Abutilon, dessen Kelch ja die Früchte nicht bedeckt, wies in fast reifen Exemplaren diese Erscheinung nicht auf; dagegen war hier die Epidermis der Frucht-

knoten mit verholzten Sternhaaren bedeckt. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine Schutzeinrichtung für die heranwachsenden Früchte; nach den Ausführungen Haberlandt's in seiner „physiologischen Pflanzenanatomie“ p. 80 ff. ist diese Annahme wohl berechtigt. Bei der Reife der Früchte ist der Kelch und Aussenkelch abgestorben und vertrocknet.

17. Geraniaceae.

Untersucht wurde Geranium phaeum.

Die an ihrer Basis sehr verschmälerten Kronblätter lösen sich in einer Trennungsschicht ab; der Kelch dagegen persistirt.

18. Balsaminaceae.

Untersucht wurde Balsamina cristata.

Beide Perianthkreise fallen in einer deutlichen Trennungsschicht ab.

19. Rutaceae.

Wie Geraniaceae.

20. Aceraceae.

Die Kronblätter des untersuchten Acer platanoides fallen ab, indem die an ihrer Insertionsstelle gelegenen Zellen auseinander weichen; selbst an alten Blüthen ist aber keine anatomisch gekennzeichnete Trennungszone nachzuweisen.

21. Polygalaceae.

Untersucht wurden: Polygala myrtifolia, P. vulgaris, P. chamaebuxus.

Die Arten der Gattung Polygala sind bekanntlich durch die petaloide Beschaffenheit der vergrösserten seitlichen Kelchflügel ausgezeichnet. Diejenigen von P. chamaebuxus zeigen an ihrer Basis eine Trennungsschicht und fallen nach dem Verblühen, wie die

Krone, ab; diejenigen von P. vulgaris u. a. persistiren; sie werden dabei trockenhäutig und zugleich durch die in ihren Gefässbündeln eintretenden Verholzungen ausgesteift. Die Kronblätter aller Arten sind abfällig.

22. Umbelliferae.

Untersucht wurden: Astrantia major, Scandix pecten Veneris, Selinum carvifolium.

Unter den Umbelliferen herrscht, wie eine oberflächliche Untersuchung schon lehrt, eine grosse Einförmigkeit der hier in Betracht kommenden Verhältnisse. Ihre Perianthien sind sehr gering entwickelt. Die meist kleinen Petala lösen sich in einer Trennungszone ab; der ebenfalls unbedeutende Kelch bleibt auf den Schliessfrüchten als schmaler, fast ganzrandiger oder fünfzähniger Saum stehen, ohne sich in seiner Structur zu ändern.

23. Saxifragaceae.

Untersucht wurden: Saxifraga granulata, Parnassia palustris. Sie verhalten sich wie die Geraniaceae.

24. Onagraceae.

Untersucht wurden: Epilobium hirsutum, Oenothera biennis, Circaea lutetiana, Trapa natans.

Die ersten drei der genannten Pflanzen können mit einander abgehandelt werden. Der Kelch von Oenothera und Circaea sitzt mit einem verschmälerten, röhrigen Theile dem Scheitel des Fruchtknotens auf; bei Epilobium sind seine vier Klappen ohne weiteres auf ihm inserirt. Seine Ablösung geschieht in einer quer unter ihm verlaufenden, nicht sehr deutlichen Trennungszone. Bei Epilobium und Oenothera werden die Kronblätter zugleich mit dem Kelche abgeworfen, indem die Trennung unterhalb ihrer gemeinsamen Insertionszone erfolgt. Circaea dagegen wirft seine sehr hinfälligen Petala vor Ablösung des Kelches ab.

Weit grösseres Interesse bieten die bei Trapa zu beobachtenden Verhältnisse. Leider standen keine Exemplare zur Verfügung, um

die Schicksale der Kronblätter bis zu ihrer Ablösung zu verfolgen. Dagegen konnte an reichlichem Material die charakteristische Weiterentwickelung der vier Kelchzipfel detaillirt untersucht werden. Denn so oft auch Trapa schon zergliedert worden, so ist doch bisher noch keine Darlegung der histologischen Veränderungen geliefert worden, welche die Umbildung der Kelchblätter in jene bekannten vier Dornen bedingen. Celakovsky macht in seiner verdienstvollen Arbeit „Ueber die Frucht von Trapa natans"[1]) auf diese Lücke aufmerksam (p. 150 a. E.). Auch die neueste Publikation über Trapa[2]) lässt diese Verhältnisse unerörtert, wie aus dem Referat in No. 8 des XVII. Bandes des botanischen Centralblattes zu ersehen ist. Indem ich nun hinsichtlich der gröberen Anatomie und Gestaltsänderung des sich zur Drupa umwandelnden Fruchtknotens auf die Angaben Eichler's[3]) verweise, gehe ich zu einer kurzen Darlegung der feineren histologischen Veränderungen über. Dieselbe soll nicht blos die Kelchzipfel, sondern das gesammte Fruchtgehäuse ins Auge fassen.

Durchschneidet man der Quere nach einen jungen Fruchtknoten, dessen Griffel bereits abgefallen, dessen Kelchzähne zwar ein wenig verlängert, aber nicht im mindesten verdickt und gespreizt waren — das jüngste Stadium, welches zur Verfügung stand — so bemerkt man, wenn der Schnitt unterhalb der Insertionszone des Kelches geführt worden, Folgendes. Auf eine dünne, über den vier Kanten der jungen Frucht mit Haaren bekleidete Epidermis folgt ein chlorophyllhaltiges Parenchym mit grossen Intercellularräumen, wie es für Wasserpflanzen charakteristisch ist (Fig. 10, Taf. XXVIII). In ihm verlaufen keine Gefässbündel. Es geht ziemlich unvermittelt in ein äusserst kleinzelliges, plasmareiches Gewebe über, dessen Zellen lückenlos aneinander schliessen; es hat also meristematischen Charakter und grenzt mit seiner Innenfläche an die Höhlung an, in welcher sich der Embryosack befindet; sämmtliche Gefässbündel der Fruchtknotenwand sind ihm eingelagert. Im wesentlichen wiederholt es die Contouren der Aussenwand der ganzen Frucht und der Kelchblätter;

1) Sitzungsberichte der königlich böhmischen Gesellsch. der Wiss. in Prag. 1873, p. 147—152.

2) Jaeggi. Die Wassernuss, Trapa und der Tribulus der Alten. Zürich 1883.

3) Blüthendiagramme II, p. 461. Dort auch weitere Literatur.

denn auch in diese hinein setzt es sich fort und erreicht an ihrer Insertionsstelle seine grösste Mächtigkeit; es erscheint hier auf Querschnitten als ein dicker, kleinzelliger Strang, in dem wenige Tracheiden verstreut sind. Im oberen Theile jeden Kelchblattes treten an jenen Strang rechts und links schräg verlaufende Seitenstränge heran, welche ebenfalls Tracheiden und kleinzelliges Gewebe enthalten; ihre erste Anlage konnte leider nicht untersucht werden. Da der Winkel, den sie mit dem Hauptstrange bilden, nach der Basis des Kelches geöffnet ist, so erhält man auf Flächenschnitten eine Figur, welche Celakovsky treffend mit einer umgekehrten Federfahne oder dem umgekehrten Schafte eines geflügelten Pfeiles vergleicht (l. c. p. 150). Haupt- und Seitenstrahlen verholzen sehr früh, indem das kleinzellige Gewebe rasch in verholzendes Dauergewebe übergeht. Der Mittelstreif eines jeden Kelchblattes hebt sich infolge der dabei eintretenden Verdickung der Stränge über die Ränder hervor, die gewissermaassen nur dünne, flügelförmige Anhänge des mittleren Theils darstellen (Fig. 11). Ihre Zellen sterben bald ab und dadurch werden die Enden der Seitenstrahlen frei. Es zeigen daher oft schon junge Früchte die rückwärts-hakige Beschaffenheit der Kelchzähne. — Zu gleicher Zeit treten in der Epidermis über und unter der Mittelrippe tangentiale Theilungen ein, wodurch ihre obersten Lagen abgeworfen werden. Dieser Vorgang wiederholt sich späterhin an der ganzen Oberfläche der Frucht, sobald als deren Dickenwachsthum es erfordert. Dieses wird bedingt durch die bedeutende Volumenzunahme des mit einem gewaltigen Endosperm ausgerüsteten Samens. In dem die Höhlung des Fruchtknotens umkleidenden Meristem treten sehr lebhafte Radial- und Tangentialtheilungen auf, denen eine Vermehrung und Volumenzunahme der Zellen des äusseren Parenchyms entspricht. Die Epidermis wird daher, wie beim Dickenwachsthum junger Zweige, durch ein Periderm ersetzt, dessen tafelförmige Zellen sich deutlich gegen die isodiametrischen Elemente des darunter liegenden Parenchyms abheben. In dem Mantel kleinzelligen Gewebes vollziehen sich, wenn die Frucht eine gewisse Grösse erreicht hat, einige histologische Veränderungen. Die peripher gelegenen Zellen desselben wachsen in die Länge und zwar nach verschiedenen Richtungen, so dass ein dichtes Gefüge der sich kreuzenden Zellen und Zellenzüge entsteht.

An der Basis der Kelchblätter, wo, wie oben angegeben, jenes Gewebe eine besondere Mächtigkeit erlangt und daher die auffällig starke Verdickung dieser Partie bedingt, beschränkt sich die angegebene Differenzirung des Gewebes nur auf die äusserten Lagen, während das Innere parenchymatisch bleibt, nur einzelne Züge gestreckter Zellen ragen in dasselbe hinein. Zur Zeit, wo es fertig ausgebildet, ist es mit der umgebenden Hülle des äusseren Parenchyms nur durch dünne Zellwände verbunden, die beim Zerschneiden leicht abreissen. In der reifen, dem Abfallen nahen Frucht sind jene prosenchymatischen Zellenzüge verholzt (Fig. 12). Sie bilden das Endocarp der Drupa, während die äussere Hülle des grosszelligen Parenchyms das Pericarp darstellt. Letzteres löst sich endlich von ersterem ab; wahrscheinlich geht es erst nach dem Abfallen der Früchte (durch Verwesung auf dem Grunde des Gewässers) verloren. Steinkerne, die im Mai dem Teiche entnommen waren, zeigten keine Spur mehr davon. Sie waren noch mit den aus ihnen gekeimten Pflanzen in Verbindung und besassen unangefeuchtet eine glänzend schwarze, trocken eine matt grauschwarze Färbung; ihre rückwärts-hakigen Spitzen waren oft, aber durchaus nicht immer, abgebrochen. Auf dünnen Querschnitten durch die Basis eines Dornes erschien die makroskopisch schwarze Färbung deutlich schwarz-violett. Der Farbstoff erleidet auf Zusatz von Kalilauge keine Veränderung, wandelt sich dagegen bei Behandlung mit starken Mineralsäuren in ein intensives Gelbroth um. Der chemische Process, dessen Resultat die (makroskopisch) schwarze Färbung des Steinkerns ist, darf daher wohl nicht mit Celakovsky als „langsame Verkohlung“ bezeichnet werden (l. c. p. 150). Er ist vielmehr eine Tintenbildung, wofür das äusserst reichliche Vorhandensein von Gerbstoffen in der sich entwickelnden Frucht spricht; da nun gleichzeitig beträchtliche Mengen von Eisen zugegen sind (nach Wolff, Aschenanalysen I, p. 183, enthält die Asche der Fruchtschalen 68,6 pCt. Fe_2O_3), so ist erklärlich, wie bei der Verwesung der äusseren Fruchttheile beide Stoffe durch gegenseitige Einwirkung jene Färbung hervorbringen können.

25. Rosaceae.

Untersucht wurden: Mespilus germanica, Rosa pomifera, R. canina, Geum rivale, Rubus?; Alchemilla vulgaris, Agrimonia eupatoria, Spiraea filipendula, Sanguisorba officinalis, Prunus avium.

Perianth- und Staubblätter sind dem Rande eines cupularen Receptaculums eingefügt. Sie zeigen in den hier in Betracht kommenden Verhältnissen wenig Interessantes; dagegen erfährt das Receptaculum einige anatomische Veränderungen, die hier kurz skizzirt werden mögen, da es in den geläufigen systematischen und floristischen Werken als Theil des Kelches angesehen wird. Jedoch soll die Frucht von Mespilus, Crataegus und Verwandten gänzlich unberücksichtigt bleiben, da sie im Vereine mit anderen saftigen Früchten neulich behandelt worden ist[1]).

Die Petala, sofern sie überhaupt vorhanden, sind mit verschmälertem Grunde dem Rande des Receptaculums inserirt. Ihre Ablösung erfolgt in eineö sehr deutlich ausgebildeten Trennungsschicht. Diese ist um so auffälliger, als es in der Basis der daneben stehenden Stamina nicht zur Bildung einer solchen kommt; sie vertrocknen vielmehr allmählich und werden häufig noch neben der reifen Frucht als braune, dürr gewordene Gebilde gefunden. Das erste Auftreten jener Schicht scheint bei verschiedenen Arten zu verschiedener Zeit zu erfolgen; bei den meisten war sie schon in nicht zu jungen Knospen deutlich zu erkennen. In der Blüthe von Rosa bildet sie sich nach Mohl kurz vor dem Abfallen; ich habe sie trotz zahlreicher Schnitte nie so unzweifelhaft wie bei den übrigen auffinden können. — Der Kelch zeigt das gewöhnliche Parenchym mit grossen Intercellularräumen. Die Kelchzipfel jedoch von Mespilus gleichen äusserlich typischen Laubblättern und weisen auch Palissadenzellen auf der Ober-, Schwammparenchym und Stomata auf der Unterseite auf. Die Kelchzipfel von Agrimonia und Rubus sind auf der Aussenseite mit Haaren bekleidet, die mit zunehmendem Alter mehr und mehr verholzen. Was die schliesslichen Schicksale des Kelches anlangt, so bleibt er entweder in laubartiger Beschaffenheit um die Frucht herum stehen (Geum, Potentilla u. a.)

1) P. Lampe. Zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung saftiger Früchte. Diss. Halle 1884.

oder vertrocknet auf derselben (Pomaceen, Rosa) oder wird vom Receptaculum in einer präformirten Schicht abgeworfen (Sanguisorba) oder mit diesem zugleich abgesprengt (Prunus).

Das Receptaculum hat je nach seiner Form verschiedenes Schicksal. Ist es, wie bei den Potentillen und Spiraeen, flach beckenförmig, so stimmt es in seiner Weiterentwickelung genau mit der des Kelches überein; wenn es röhrig gestaltet ist, verholzt es entweder (Agrimonia) oder wird fleischig (Rosa), während es die Schlauchfrucht mancher Poterien als ziemlich saftiger Mantel locker umgiebt.

Das Receptaculum von Agrimonia ist in seiner oberen Hälfte mit starren verholzenden Hakenborsten besetzt und an seiner Mündung durch einen Ringwulst verengt. Es zeigt im Innern folgenden Bau. Auf Querschnitten durch dasselbe zur Blüthezeit gewahrt man in seinen Kanten je ein Gefässbündel mit auffällig starkem, es rings umgebendem Bastbeleg. Gleich weit von Aussen- und Innenwand entfernt verläuft eine Zone parenchymatischer, dicht mit undeutlich krystallinischen Massen erfüllter Zellen. Mit zunehmender Fruchtreife beginnen die Bastbelege der Gefässbündel sehr stark zu verholzen; die zwischen ihnen liegenden, zur Blüthezeit parenchymatischen Zellen haben sich unterdess radial gestreckt und sind dabei ebenfalls verholzt, so dass nunmehr zwei Systeme rechtwinklig einander kreuzender Sklerenchymzellen vorhanden sind. Die Wand des Fruchtknotens, der von einem so fest gebauten Receptaculum umgeben wird, ist, wie zu erwarten, sehr dünn. Im Receptaculum von Sanguisorba verholzen die Bastbelege der Gefässbündel und die Epidermis der Innenseite. — Das Receptaculum, das spätere charakteristische Fruchtgehäuse der Rose, besteht in seiner Jugend aus einem sehr gleichförmigen Parenchym. Seine Zellen vergrössern sich mit fortschreitender Fruchtreife; die darin enthaltenen Farbkörper verlieren ihr grünes Pigment und werden gelblich, dann röthlich. Schliesslich verändern die Zellmembranen ihre Beschaffenheit, sie quellen auf, werden undeutlich und lösen sich leicht aus ihrem Zusammenhang. So entsteht die pulpöse Wand der Hagebutte.

Das Receptaculum endlich von Prunus avium wird, wie schon angegeben, gleichzeitig mit dem Kelche abgeworfen, nachdem bereits die Petala abgefallen sind. Es besitzt fünf nach innen vor-

springende Leisten, die an seiner Mündung am weitesten in das Lumen hineinragen und bis gegen das untere Viertel hin allmählich verschwinden. Sie werden durch radial gestellte, prismatische Zellen gebildet. Dort, wo diese auf das Volumen der gewöhnlichen Epidermiszellen herabsinken, die Leisten also endigen, wird das Gewebe des Receptaculums durch eine quer verlaufende (an Alkoholmaterial) bräunlich gefärbte, kleinzellige Schicht durchsetzt. Durch das Wachsthum des Fruchtknotens wird das an seiner Mündung verengte Receptaculum nach oben gezogen und zugleich tangential gespannt. Der Riss erfolgt zunächst in jener Schicht, dann treten auch Längsrisse ein, so dass in jenem Zustand bereits abgestorbene Receptaculum mit dem Kelche abgeworfen wird. Sein Basaltheil bleibt unter der Frucht stehen. Leider konnte wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit nicht das erste Auftreten jener Schicht verfolgt werden; ebenso wenig, ob sie in allen Arten von Prunus resp. allen Amygdaleen zukommt.

26. Papilionaceae.

Untersucht wurden: Ulex europaeus, Genista tinctoria, Trifolium pratense, Tr. arvense, Tr. fragiferum, Lathyrus odoratus, L. vernus, Lupinus hirsutus, L. luteus.

Diese Familie bietet, wenigstens in den obigen Vertretern, nur geringe Abwechselung. Die Krone aller, mit Ausnahme von Trifolium, fällt ab, nachdem ein manchmal von weitgehender Farbenänderungen begleitetes Welken eingetreten ist. Die Insertionsstelle der Kronentheile lässt bei Lathyrus, Genista u. a. eine deutliche kleinzellige Schicht unterscheiden, in welcher aber keine spontane Trennung erfolgt; in anderen Fällen ist von einer solchen Zone überhaupt nichts wahrzunehmen, z. B. in den untersuchten Lupinen. Hat der Fruchtknoten, die junge Hülse, eine gewisse Grösse erreicht, so drängt er die schon stark verwelkten Krontheile beiseite; man sieht sie dann aus dem Kelche als trockene Häute hervorragen. Da nun die Rückenkante der Hülse meist etwas stärker gewölbt ist, als die Bauchkante, so werden dadurch die Fahne und der nach oben gerichtete Theil der sogenannten „verwachsenen“ Staubfäden eher gesprengt, als deren nach unten gelegener Theil. Dies wurde

z. B. regelmässig an Lupinus luteus beobachtet, weil dessen Fruchtknoten eng von den theilweise mit einander verwachsenen Flügeln und Staubfäden umgeben und zugleich noch von dem stielförmigen Basaltheil der Fahne überdeckt wird. In der Blüthe von Lupinus hirsutus dagegen macht die Fahne eine bedeutende Krümmung nach aufwärts und kommt dadurch aus dem Bereiche der wachsenden Hülse. — Die Krone von Trifolium bleibt nach dem Welken im Kelche stehen und umhüllt alsdann die junge Frucht. Der Grund dieser Erscheinung liegt sehr nahe: die Hülse selber bleibt zeitlebens in dem Kelche eingeschlossen und kann daher irgend welche Lageänderungen bezw. Trennungen der Kronentheile überhaupt nicht vornehmen. Für eine selbständige Ablösung derselben ist auch keine Ursache vorhanden, denn die Blüthe von Trifolium ist ein von Anfang an ziemlich trockenhäutiges Gebilde, dessen einzelne Theile zähe zusammenhalten; eine Trennungszone konnte nicht wahrgenommen werden. — Ganz abweichend verhält sich Ulex. Während in jungen Blüthen das Gewebe der Axe allmählich, ohne Modification, in das der Krone übergeht, tritt später mehr und mehr eine Verholzung der Basalstücke der Blüthenblätter ein, so dass schliesslich das stark verholzte Gewehe der letzteren sich in einer scharfen Linie an das unverholzte der Axe ansetzt. Auch die Epidermis des rauhhaarigen Kelches zeigt die Holzreaction.

Von den Kelchen der untersuchten Pflanzen ist nur wenig zu sagen. Es sind meist gering entwickelte Gebilde, chlorophyllhaltig, oder von der Farbe der zugehörigen Blüthe (z. B. Vicia villosa), oft aussen oder innen mit Haaren bekleidet, deren Anordnung bei Trifolium systematisch wichtig ist. — Nur der Kelch von Trifolium fragiferum bietet einiges Interessante. Es ist zweilippig und besteht in der Jugend aus einem kleinzelligen, dicht mit Haaren bekleideten Gewebe. Welkt nun die Krone ab, so zeigt die Oberlippe des Kelches ein gefördertes Wachsthum, so dass sie schliesslich weit über die Unterlippe hervorragt. Dieses Wachsthum ist nicht mit Zelltheilungen verbunden, sondern erfolgt in den Zellhäuten. Da es an zwei entgegengesetzten Orten, Basis und Aussenrand der Oberlippe, früher erlischt als in der Mitte, hier aber auch am ausgiebigsten erfolgt, so tritt diese blasig nach aussen hervor. Ihre Zellen sterben ab, die Membranen werden glasartig durchsichtig und

gleichzeitig tritt eine starke Verholzung in den Gefässbündeln ein. Sie halten, wie die Spangen eines entfalteten Schirmes, die dünne Membran ausgespannt. Die Verholzung beginnt in den Kelchzähnen und an der Basis und schreitet von diesen beiden Punkten nach der Mitte hin vor.

27. Aristolochieae.

Untersucht wurden: Aristolochia clematitis, Asarum europaeum.

Das Perigon von Aristolochia verhält sich genau wie die Blüthe von Epilobium oder Oenothera; anders dagegen das von Asarum. Die halb in der Erde verborgenen Blüthen bestehen aus einem sehr dickwandigen, dunkelbraunen Zellgewebe. Es geht durch Verwitterung allmählich zu Grunde und macht durch seinen Zerfall die reifen Samen frei.

28. Santalaceae.

Untersucht wurde Thesium intermedium.

Die Gattung Thesium ist durch die zur Fruchtzeit nach innen eingerollten Perigonzipfel ausgezeichnet. Ihr anatomischer Bau macht diese Erscheinung begreiflich. Der breite Basaltheil der fünf Perigonzipfel besteht aus einem grosszelligen, chlorophyllhaltigen Parenchym, die mittleren Theile aber bis zur Spitze lassen nur auf auf der Unterseite eine dünne Schicht derselben erkennen; darauf folgen prismatische, senkrecht zur Ausdehnung der Perigonblätter gestreckte, sehr dünnwandige und farblose Zellen. Diese werden von der Epidermis der Oberseite überlagert. Ist nun die Blüthezeit vorüber, so collabiren jene prismatische Zellen, und, indem sie jetzt einen geringeren Raum einnehmen als früher, veranlassen sie die unter ihnen gelegene parenchymatische Schicht, nach innen sich einzukrümmen. Gleichzeitig erfährt der Basaltheil eine bedeutende Zunahme seiner Dicke.

29. Ericaceae.

Untersucht wurden: Erica carnea, Calluna vulgaris, Azalea pontica, Vaccinium vitis idaea, Pirola secunda.

Die obigen, verschiedenen Unterfamilien angehörigen Vertreter der Ericaceen zeigen ein sehr abweichendes Verhalten. Während die trockenhäutige Krone von Erica und Calluna persistirt, sind die Blüthen von Azalea, Vaccinium, weniger von Pirola durch bedeutende Hinfälligkeit ausgezeichnet. Anatomisch giebt sich letztere durch das Vorhandensein einer sehr deutlichen Trennungszone zu erkennen. Das Basalstück der Krone von Azalea liegt ausserdem dem Discus hart auf und wird von ihm ausgespannt erhalten. Inwiefern dieser Umstand die Hinfälligkeit der Krone bedingen kann, soll bei den Asperifolien und Scrophulariaceen erörtert werden. Die in diesen Familien vorkommenden Disci sind zwar als Nectarien zu betrachten[1]), führen aber durch ihr oftmals sehr gesteigertes Wachsthum während und uach dcr Blüthezeit die unten zu besprechenden Spannungen herbei.

30. Primulaceae.

Untersucht wurden: Primula elatior, Pr. officinalis, Trientalis europaea, Lysimachia nummularia, Hottonia palustris, Anagallis arvensis, Glaux maritima.

Die hier aufgezählten Arten (mit Ausnahme von Glaux) lassen sich in zwei Gruppen eintheilen nach der Art und Weise, wie die Krone sich ablöst. Die eine enthält die beiden Primula-Arten, die andere die übrigen; für die letzteren gilt Folgendes. Ihre Krone besitzt eine sehr kurze oder nur mässig verlängerte Röhre und geht mit keilförmiger Verschmälerung (durch successive Abnahme ihrer Wanddicke) in die Insertionsstelle über. Hier findet sich eine schon in der Knospe wohl erkennbare Trennungsschicht. Je dünner die Wand der Krone an dieser Stelle ist, um so hinfälliger ist sie; Trientalis und die untersuchte Lysimachia sind hier als Gegensätze zu nennen. Ihre Ablösung erfolgt natürlich ohne Hinterlassung des

---

1) V. J. Behrens. Die Nectarien der Blüthen. Flora 1879.

Basalstückes. Anders bei Primula. Ein Längsschnitt durch die Krone zeigt, dass sich das Parenchym der Axe in diese hinein allmählich fortsetzt; etwas oberhalb der Insertion zeichnen sich aber die prosenchymatisch gestreckten Zellen durch besondere Kürze im Vergleich zu den nächst höheren aus. Die welkende Krone legt sich dicht auf den wachsenden Fruchtknoten auf und wird von ihm in jener kurzzelligen Zone abgerissen; ihr Basaltheil bleibt als häutiger Kragen stehen. — Der bei Primula röhrige, bei den andern tief getheilte Kelch vergrössert sich während der Fruchtreife etwas, ohne wesentliche anatomische Veränderungen zu erleiden. Nur treten bei Primula Verholzungen ein. Und zwar schreitet dieser Vorgang auf der Epidermis der Innenseite und in den Gefässbündeln von unten nach oben vor, wahrend gleichzeitig die Kapsel von oben nach unten verholzt. — Das rosa gefärbte Perigon von Glaux persistirt als Hülle um die Kapsel; an ziemlich reifen Exemplaren war es noch vorhanden, wahrscheinlich geht es nach Entleerung der Samen zu Grunde.

31. Plumbaginaceae.

Die Kronenröhre der untersuchten Armeria vulgaris wird an der Basis durch den wachsenden, nach oben zu etwas verbreiterten Fruchtknoten abgerissen. Die dünnhäutige Beschaffenheit des trocknen, die Frucht umgebenden Kelches erklärt sich aus der gedrängten Stellung der von einem dichten Hochblattinvolucrum umhüllten Blüthen (vergl. später die Dipsaceae).

32. Gentianaceae.

Untersucht wurden: Gentiana cruciata, Erythraea centaurium, Menyanthes trifoliata.

Die Krone welkt ab, ohne sich an ihrer Basis spontan abzulösen. Ist die Kapsel schmal (Gentiana cruciata, Erythraea), so geht sie schliesslich mit jener zu Grunde; hat sie aber einen grösseren Durchmesser und ist die Kronenröhre, zumal beim Abwelken, verengt, so wird sie bis auf einen kleinen, stehenbleibenden Hautsaum abgerissen.

33. Apocynaceae.

Die untersuchte Vinca minor besitzt eine sehr deutliche Trennungszone in der Insertionsstelle ihrer leicht abfälligen Krone.

34. Convolvulaceae.

Untersucht wurden: Convolvulus dahurica, C. sibirica; Cuscuta europaea.

Convolvulus schliesst sich in seinem Verhalten an die später ausführlich zu behandelnden Scrophulariaceen an. Kelch und Krone von Cucuta bestehen aus dünnwandigem Parenchym, welches zur Blüthezeit reichlich mit Stärke erfüllt ist, sie verschwindet mit zunehmender Entwickelung der Frucht. Gleichzeitig nimmt der Basaltheil der Blüthe eine bräunliche Färbung an; die Krone welkt ab und wird von der sich streckenden Kapsel in ihrer sehr dünnen Insertionsstelle abgesprengt.

35. Asperifolieae.

Untersucht wurden: Heliotropium, Cerinthe minor, Omphalodes linifolia, Echinospermum Lappula, Lycopsis arvensis, Asperugo procumbens, Symphytum tuberosum, Nonnea lutea, Pulmonaria officinalis, Myosotis palustris, Lithospermum arvense.

Die Kronen der Asperifolien sind z. Th. durch ihre grosse Hinfälligkeit ausgezeichnet; diese Eigenthümlichkeit wird aus ihrem anatomischen Bau verständlich. Die hierfür in Betracht kommenden Momente gelten allerdings nicht nur für diese, sondern auch für andere Familien der Sympetalen (Ericaceen, Convolvulaceen, Scrophulariaceen u. a.), finden in ihr sich aber am deutlichsten ausgeprägt und mögen deshalb an dieser Stelle im Zusammenhang behandelt werden (Fig. 13).

Zunächst ist die sehr geringe Dicke der Insertionsstelle für die Leichtigkeit des Abfallens in Anspruch zu nehmen, da ja der durch den wachsenden Fruchtknoten ausgeübte Zug ein benachbartes Organ um so eher wegzudrängen bezw. abzureissen vermag, je geringer dessen Querschnitt ist. Ferner kommt in Betracht die Gestalt des

Basalstückes der Kronenröhre. Dicht nämlich über dem Scheitel der Fruchtknoten tritt von ihrer Innenwand in ihr Lumen hinein eine ringförmige Auswölbung, deren oberer Rand ziemlich horizontal verläuft, deren unterer aber dem Fruchtknoten oder dem Discus aufliegt und, eng den Contouren desselben sieh anschliessend, bis zur Insertionsstelle verläuft. Wachsen nun die Früchte in die Dicke, so üben sie auf den basalen Theil der Kronenröhre einen radialen Druck aus; und zwar muss die geringste Dickenzunahme einen solchen zur Folge haben, da sich ja häufig die Basis der Krone dem Umrisse der Früchte vollständig anschliesst. Dieser Druck findet einen Widerstand in der Cohaesion der Kronenröhre; indem er diese aber spannt, übt er gleichzeitig einen Zug auf sie aus, der eine Loslösung an den Orten des geringsten Widerstandes, der dünnen Insertionsstelle herbeiführt. Infolge der eigenthümlichen Gestaltung der Krone kommt aber auch die geringste Höhenzunahme der Früchte als Zug zum Ausdruck, so dass Dicken- und Längenwachsthum der reifenden Früchte schliesslich die gleiche Wirkung haben.

Das Vorhandensein von Dimensionsänderungen der Fruchtknoten in Blüthen verschiedenen Alters wurde durch Messungen verfolgt. Die eben dargelegte Erklärung des Ablösungsprocesses der Kronen basirt allerdings auf der Annahme, dass in den Zellen der Insertionszone keine Veränderungen eintreten, welche eine selbständige Abtrennung der Krone herbeiführen könnten — eine Annahme, die zunächst ebensowenig zwingend bewiesen, als widerlegt werden kann. Doch sprechen einige Thatsachen zu Gunsten unserer Auffassung, wonach wir keine wesentliche Veränderung des chemischen oder physikalischen Zustandes der Insertionszone annehmen. Es treten in ihr keine Verfärbungen, keine veränderten Lichtbrechungen in den Zellen auf, die auf Desorganisation ihrer Wand oder ihres Inhaltes schliessen lassen könnten. Bei Längsschnitten, welche durch fast oder halb erwachsene Knospen von Nonnea lutea gelegt wurden, geschah es meist, dass trotz aller Vorsicht die Kronen abgerissen wurden; nun ist doch schwerlich anzunehmen, dass etwaige Veränderungen in der Insertionsstelle schon in der Knospe zum Ausdruck kommen, für welche sie belanglos oder gar nachtheilig wären, indem sie ein vorzeitiges Ausfallen der Krone bedingen würden; es hat demnach der geringe Zug, der beim Schneiden mittelst eines scharfen Rasir-

messers ausgeübt worden, genügt, den Zusammenhang der Zellen zu lösen. Ferner zeigen die eben abgefallenen Kronen genannter Nonnea und anderer Arten mit sehr hinfälligen Blüthen nicht die leiseste Spur eines Welkens oder sonstiger Desorganisation.

Schliesslich sind einige Asperifolien, welche die besprochenen anatomischen Eigenthümlichkeiten nicht besitzen, durch eine weit geringere Hinfälligkeit ihrer Kronen ausgezeichnet. So entbehren z. B. Lycopsis und Heliotropium (Fig. 14) des Ringwulstes; weil die Kronen infolge dessen länger in der Blüthe stehen bleiben, werden ihre Basaltheile durch die sich verbreiternden Früchte ausgebaucht und der Länge nach zerspalten. — Bei Pulmonaria, Myosotis liegt der Ringwulst dem wallartigen Discus auf. — Das Verhalten des Kelches ist in dieser Familie ein ziemlich einförmiges. Er besteht aus einem von grösseren Intercellularräumen durchsetzten Parenchym. Bekannt und systematisch wichtig ist, dass die Zipfel an den Fruchtkelchen mancher Myosotis-Arten zusammenneigen, während sie bei anderen ausgebreitet bleiben. — Der Kelch von Asperugo ist zur Blüthezeit ein unscheinbares Gebilde; reifen aber die Früchte und erfahren dabei eine beträchtliche Höhenzunahme, so zeigt auch der Kelch ein gefördertes Wachsthum. Da dies an zwei gegenüberliegenden Seiten auftritt, dort aber eine bedeutende Höhen- unn Breitenzunahme bedingt, so erscheint der Fruchtkelch aus zwei flach aufeinander liegenden Klappen zusammengesetzt, welche am Grunde durch die nicht oder wenig vergrösserten Kelchpartien verbunden sind. Er besteht in diesem Stadium aus einem lockeren, chlorophyllhaltigen Parenchym, welches von zahlreichen Gefässbündeln durchzogen wird. Auch der Kelch von Nonnea erfährt während der Fruchtreife ein gesteigertes Wachsthum, besonders in seinen mittleren Partieen.

36. Solanaceae.

Untersucht wurden: Lycium barbarum, Physalis Alkekengi, Nicandra physaloides, Solanum dulcamara, Scopolia orientalis, Atropa belladonna, Hyoscyamus niger, Datura stramonium, Petunia violacea, Nicotiana latissima.

Die Krone ist mit mehr oder minder nach innen eingebogenem

Basalstück inserirt, so dass sie ein wenig unterhalb des Fruchtknotens resp. des Discus zu stehen kommt, dessen Contouren sie sich eng anschmiegt. Bei Nicandra greift sie sogar mit einer Auswölbung ihrer Innenwand über den Fruchtknoten hinweg, wie wir dies für viele Asperifolien kennen lernten. Eine Trennungschicht findet sich in Form einer die Insertionsstelle quer durchsetzenden Zone bei Physalis und Nicandra. Für letztere wurde der Mechanismus des Abfallens genauer verfolgt; er stimmt im wesentlichen mit dem für Nonnea beschriebenen überein.

Die Höhe des ziemlich genau einen abgestumpften Kegel darstellenden Fruchtknotens einer entfalteten Blüthe betrug 2,3 mm; in einer anderen, gleich kräftigen, deren Krone beim Berühren sich sofort ablöste, 2,7 mm, wahrend die Durchmesser der Insertionsstellen beider gleich waren. Die abgeworfene Krone erschien noch völlig frisch; beim Versuche, sis über den Fruchtknoten hinweg wieder an ihre Ursprungsstelle anzudrücken, wich sie elastisch von ihr zurück. Ihre Ablösung erfolgt ohne Hinterlassung eines Restes der Kronenröhre. — Die übrigen Solaneen lassen weder eine anatomisch nachweisbare Trennungsschicht erkennen, noch treten ihre Kronen in so enge Beziehungen zur Grössenzunahme des Fruchtknotens, wie die von Nicandra. Nur zeigt in manchen Fällen die Insertionsstelle eine etwas dunklere Färbung als die angrenzenden Partien. (Nicotiana, an Alkoholmaterial.) Die abfallenden Kronen sind, da sie nicht so bald zur Ablösung gezwungen werden, mehr oder weniger welk, ihr Gewebe vielleicht schon etwas desorganisirt, so dass es schliessich dem wachsenden Fruchtknoten nur wenig Widerstand entgegenzusetzen vermag. Sie hinterlassen einen sehr schmalen häutigen Rand (Datura, Solanum, Scopolia u. a.).

Eine grössere Mannigfaltigkeit weist das Verhalten des Kelches auf, da er äusserlich sehr verschieden gestaltet ist und manchmal zu der sich entwickelnden Frucht in Beziehung tritt. Wir können hier zwei Hauptformen des Kelches unterscheiden, je nachdem er letztere dicht umhüllt oder nicht. Zur ersteren Gruppe gehört Scopolia orientalis und Hyoscyamus, zur zweiten die übrigen obengenannten Solanaceen. — Der Kelch von Hyoscyamus besteht aus mehreren Lagen parenchymatischer Zellen, die in der Knospe eng aneinander liegen, beim weiteren Wachsthum aber grosse Inter-

cellularräume zwischen sich lassen; gleichzeitig verstärken sich die Bastbelege der Gefässbündel. Indem sich nun dieser Kelch der Kapselwand lückenlos anlegt, bildet er gewissermaassen mit ihr eine Einheit. Sie selbst braucht daher auch nur gering entwickelt zu sein, da sie ja nicht allein als schützende Hülle die jungen Früchte umgiebt; — es wiederholen sich also hier die bei den Caryophyllaceen erörterten Verhältnisse. Auch Scopolia weist eine dünne Fruchtknotenwand auf, die aber von einem festgebauten Kelch umgeben wird. Um die Wirkung dieses letzteren als Schutzorgan gegen Transpirationsverluste kennen zu lernen, wurden ungefähr ein Dutzend halbreifer Fruchtknoten vorsichtig von dem sie umhüllenden Kelche befreit. Die Pflanzen, an denen diese Operation vorgenommen wurde, standen auf einem Beete des hiesigen botanischen Gartens; nach Verlauf einiger Tage waren sämmtliche Fruchtknoten unter dem Einflusse der gerade herrschenden Hitze vertrocknet, z. T. aufgesprungen und die Samen verschrumpft.

Wesentlich anders als die Kelchröhre sind die Kelchzipfel von Hyoscyamus gebaut. Sie besitzen auf der Ober- und Unterseite je eine Lage von Palissadenzellen, welche durch beträchtliche Intercellularräume getrennt sind. Zwischen ihnen, also in der Mitte liegend, befindet sich Schwammparenchym. Ihr Bau ist demnach isolateral[1]). — Bildeten in den beiden letztbesprochenen Fällen Kelch- und Frnchtknotenwand eine physiologische Einheit, so gilt dies für die folgenden nicht im mindesten mehr. Entweder ist, wie bei Solanum, der Kelch nur kurz, oder, wie bei Atropa, zwar ziemlich gross, aber flach ausgebreitet, oder er bildet eine weite, lockere Hülle, so bei Physalis und Nicandra. In keinem Falle also tritt er zur Fruchtknotenwand in nähere Beziehung. Daher ist diese ein physiologisch selbständiges Gebilde; sie ist entweder an der Oberfläche mit lückenlos schliessenden, bei der Reife stark verholzten Zellen ausgestattet (Nicandra) oder wird pulpös und umhüllt einen breiigen Inhalt (Physalis, Atropa, Solanum).

Der Kelch von Nicandra vergrössert sich mit zunehmendem Alter und wird trockenhäutig, d. h. der Zellinhalt verschwindet und

1) Heinricher. Ueber isolateralen Blattbau. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. XV, Heft 3, 1884.

die Gefässbündel bilden mit ihren verholzten Bastbelegen ein festes Netzwerk, dessen Maschen die todten Zellhäute ausfüllen. Auch der Kelch von Physalis zeigt neben einer Aenderung seiner Farbe eine beträchtliche Vergrösserung. Die Kelche von Nicotiana und Petunia stellen gewissermaassen Mittelformen zwischen den beiden Extremen dar, indem sie die Kapsel nur in ihrem unteren Theile (höchstens bis zur Mitte) umgeben. Sie werden bei Nicotiana oftmals durch die wachsende Frucht von oben nach unten zerspalten.

Der Kelch von Datura hat bekanntlich die Eigenthümlichkeit, in seinem oberen Theile sich von seiner Basis abznlösen. Mohl lässt dies in einer Trennungschicht vor sich gehen. Ich habe trotz zahlreicher Untersuchungen an Längs- und Flächenschnitten durch die fraglichen Partien eine anatomisch (durch Farben- oder Grössendifferenz der Zellen) ausgezeichnete Trennungszone nicht entdecken können, bin vielmehr geneigt, den Vorgang anders aufzufassen. Beim Betrachten lebender Kelche fällt der Unterschied der dicken, dunkelgrünen, stehenbleibenden und der dünnhäutigen, bleichgrünen, abfälligen Kelchpartie ins Auge. An Alkoholmaterial sieht erstere dunkelbraun, letztere gelblich aus. Beim Durchschneiden setzt die erstere dem Messer einen merklichen Widerstand entgegen, die letztere nicht; diese ist in Schwefelsäure leicht löslich, jene wird nur langsam von dem kochenden Reagens zerstört. Es sind also wohl beträchtliche Verschiedenheiten in den Zellmembranen beider Partien vorhanden, die mit zunehmendem Alter der Blüthe sich vergrössern und eine gemeinsame Weiterentwickelung unmöglich machen. Aus demselben Grunde sehen wir auch z. B. die Kelche auf dem Fruchtgehäuse von Pomaceen und Rosen allmählich absterben und schliesslich abfallen, ohne dass ein Trennungsgewebe sich bildet; bei Datura geht dieser Process nur viel schneller vor sich. Der stehenbleibende Basaltheil krümmt sich rückwärts.

37. Scrophulariaceae.

Untersucht wurden: Verbascum nigrum, Gratiola officinalis, Scrophularia nodosa, Linaria vulgaris, Pedicularis palustris, Veronica spicata, Rhinanthus minor, Rh. major, Rh. hirsutus, Digitalis purpurea, Euphrasia officinalis, E. odontites, Mimulus orientalis, Melampyrum pratense.

Das Verhalten von Kelch und Krone weist in dieser Familie einige Eigenthümlichkeiten auf, welche selbst die geringe Anzahl ihrer oben aufgezählten Vertreter in zwei Gruppen scheiden lassen. Es ist dabei maassgebend der Umstand, ob die Krone in toto oder mit Hinterlassung eines Basalstückes abfällt; ersteres gilt für Veronica, Verbascum, Scrophularia, Linaria, Mimulus — also sämmtlich Pflanzen, welche durch sehr hinfällige Kronen ausgezeichnet sind —, letztere für Rhinanthus, Euphrasia, Pedicularis, Melampyrum. — Bei der ersten Gruppe lässt sich in der dünnen Insertionsstelle eine mehr oder weniger deutliche Trennungsschicht wahrnehmen, die oft durch eine bräunliche Färbung (an Alkoholmaterial) gegen die Umgebung hervortritt. Für die Ablösung der Krone kommt die Umfangszunahme des Fruchtknotens resp. des Discus in Betracht, deren Wirkung auf die Krone wir bei den Asperifolien kennen lernten. Und zwar zeigt der untere Theil des Fruchtknotens eine massige Entwickelung seiner Wand, die als Auswölbung nach aussen hervortritt und dem Basalstück der Krone sich eng anlegt (Digitalis). Bei Veronica, Gratiola, Scrophularia u. a. kommt es anstatt einer allmähligen Verdickung der Fruchtknotenwand zur Bildung eines Discus, welcher als ringförmiges oder aus ringförmig angeordneten Stücken bestehendes Gebilde sich zwischen der Insertion der Krone und dem Grunde des Fruchtknotens befindet. Er ist schon in sehr jugendlichen Knospen vorhanden, erreicht aber seine massigste Entwickelung zur Blüthezeit (Fig. 15, 16). Dann übt er einen seitlichen Druck auf die Kronenröhre aus, da ihr Basaltheil ihm eng anliegt. Ob die dadurch in der Insertionsstelle hervorgerufene Spannung genügt, den Zusammenhang der Zellen zu lösen, oder ob äussere Einflüsse (Wind, Regen, Stösse) den bereits gelockerten Verband der gedehnten Zellwände trennen, konnte nicht festgestellt werden. Die eben ausgesprochene Ansicht über die Wirkung des Discus wird gestützt durch den rasch eintretenden Collaps, welchem dies Gebilde nach erfolgter Ablösung der Krone anheimfällt. Denn kurze Zeit danach erscheint es als geringe, zusammengeschrumpfte Hervorwölbung unter dem nunmehr an seiner Basis stark verbreiterten Fruchtknoten (Veronica, Gratiola, Scrophularia; Fig. 17).

Die zweite Gruppe der untersuchten Scrophulariaceen, bei denen das Basalstück der Krone als manchettenartige Umkleidung des

Fruchtknotens stehen bleibt, lässt in keinem Falle ein Trennungsgewebe in der Ursprungsstelle der Krone wahrnehmen. Ihre Ablösung tritt stets oberhalb derselben ein, entweder in einer dort gelegenen präformirten Trennungszone oder ohne eine solche. Das erstere ist (unter den untersuchten Gattungen) nur der Fall bei Rhinanthus und wurde von J. Rossmann zuerst beobachtet und bekannt gemacht[1]).

Genannter Autor schreibt: „Die Kronenröhre ist in ihrem unteren Theile sehr dünnhäutig und biegt gegen die Basis ziemlich plötzlich nach ihrer Ursprungsstelle um. An dieser Biegung nun reisst sie ringförmig los, so dass ihr Grund als Scheidchen um den Fruchtknoten stehen bleibt.“ — „Sollte diese Eigenthümlichkeit allen Rhinanthus-Arten zukommen, so würde sie um so interessanter und wichtiger sein, als die nahe verwandten Gattungen Melampyrum, Pedicularis, Euphrasia u. a. nur durch wenige Charaktere abweichen.“

Diese Angaben Rossmann's bedürfen indess einiger Ergänzungen, welche die mikroskopische Struktur der Kronenröhre betreffen. Untersucht man frisches Material, so nimmt man 0,75 mm über der Insertionsstelle eine ringförmige Zone kleiner isodiametrischer Zellen wahr, die sich gegen die langgestreckten Zellen der Kronenröhre deutlich abheben. Nun haben die Gattungen Rhinanthus und Melampyrum die jedem Pflanzensammler bekannte Eigenthümlichkeit, beim Trocknen oder in Alkohol eine schwarze Färbung anzunehmen. Dies giebt sich bei unseren Blüthen von Rhinanthus in ganz besonderer Weise kund. Während die gesammte Kronenröhre hellbraun gefärbt erscheint, sind die Zellen obengenannter Schicht durch dunkelbraune Farbe gekennzeichnet, die in der Umgebung der Gefässbündel am intensivsten ist. Es liegt also hier sicherlich eine chemische Verschiedenheit vor, welche ausser der abweichenden Grösse die Zellen der Trennungsschicht gegenüber den anderen charakterisirt. Sie ist schon in jungen Knospen wahrzunehmen. Der durch den wachsenden Fruchtknoten ausgeübte Zug reisst die Krone an dieser Stelle ab; häufig findet man Kelche, in denen sich noch die

1) J. Rossmann. Ueber die Lostrennung der Blumenkrone bei den Rhinanthaceen. Bot. Ztg. 1864.

verwelkten, am Grunde stark ausgedehnten Kronen befinden. — Was schliesslich Melampyrum, Pedicularis, Euphrasia betrifft, so wird die Krone nicht in einer anatomisch gekennzeichneten Schicht abgerissen; daher zeigt der stehende Basaltheil nicht überall die gleichmässige Grösse und scharfe Riss-Stelle, wie der von Rhinanthus. Bei Euphrasia ist seine bedeutende Grösse auffällig. Wenn also Rossmann in der oben citirten Stelle den Unterschied zwischen den letztbesprochenen Pflanzen und Rhinanthus darin erblickt, dass bei diesem das Basalstück der Krone stehen bleibt, bei jenen nicht, so hat er offenbar Unrecht; nur das Vorhandensein einer präformirten Schicht ist für Rhinanthus charakteristisch.

Es sind nun noch einige Eigenthümlichkeiten des Kelches der Scrophulariaceen zu besprechen. Derselbe ist bald länger, bald kürzer als der Fruchtknoten, glockenförmig oder tief getheilt, eng anliegend oder weit abstehend, und diese Verschiedenheiten finden ihren Ausdruck im anatomischen Aufbau. Denn je kürzer oder tiefer getheilt der Kelch ist, um so weniger wird er als Schutzorgan des Fruchtknotens dienen können.

Wir sehen daher bei Scrophularia und Gratiola letzteren zeitig verholzen, während der Kelch seine frühere laubartige Beschaffenheit beibehält. Umgekehrt ist es bei Euphrasia und Mimulus; hier bildet der Kelch eine Röhre, in deren Lumen sich der Fruchtknoten befindet. Jetzt ist ersterer verholzt, letzterer nicht. Und zwar tritt die Verholzung nicht, wie man wohl erwarten könnte, in der Epidermis der Aussen- sondern der dem Fruchtknoten zugekehrten Innenwand ein, indem deren gewellte Zellwände sich allmählich verdicken und verholzen. — Die Kelche von Rhinanthus und Pedicularis werden schliesslich trockenhäutig; sie erfahren alsdann die bei Trifolium fragiferum und Nicandra beschriebenen Veränderungen.

38. Labiatae.

Untersucht wurden: Lamium longiflorum, Scutellaria albida, Sc. hastifolia, Salvia glutinosa, Melittis melissophyllum, Stachys germanica, Prunella vulgaris, Ajuga (alle deutschen Arten).

Die Labiaten wiederholen die an den verwandten Arten dargestellten Verhältnisse. Auch hier ist die Krone unterhalb eines mehr

oder weniger grossen Discus inserirt, der entweder als halbseitig oder unsymmetrisch entwickelter Wulst auftritt oder eine hypogyne Scheibe darstellt. Der Mechanismus des Abfallens ist der früher beschriebene. Jedoch wächst der Discus nach demselben weiter. Diese Thatsache scheint zunächst gegen die Richtigkeit der aus der ephemeren Natur des Discus der Scrophulariaceen gezogenen Schlüsse zu sprechen, wonach gerade der Eintritt des grössten Volumens zur Blüthezeit in Beziehung gesetzt wurde zum Ausfallen der Krone. Indess, hier bei den Labiaten entspricht eben bereits das zur Blüthezeit noch nicht maximale Volumen des Discus jenem zu derselben Zeit maximalen Volumen in der Scrophulariaceenblüte — wie schon der blosse Augenschein lehrt — und vermag also auch die gleiche Wirkung hervorzubringen. Uebrigens wäre da, wo der Discus als hypogyne Scheibe auftritt, ein zeitiges Absterben desselben deshalb unmöglich, weil es den sich auf ihm entwickelnden Früchten die Zufuhr der Nährstoffe abschneiden, sie also tödten müsste (Fig. 18, 19). — Wie unter den Asperifolien Heliotropium und Lycopsis durch weit weniger hinfällige Kronen ausgezeichnet waren, so hier bei den Labiaten die Gattung Ajuga. Ein Schnitt durch die Blüthe macht dies begreiflich (Fig. 20). Die Krone ist an ihrer Basis nur sehr wenig nach innen umgebogen, ein Discus fehlt gänzlich. Der Fruchtknoten muss deshalb erst eine bedeutende Grösse erreichen, ehe er die Krone absprengen kann. Ihr Basaltheil zeigt dann die schon oft erwähnten Längsrisse und ausgedehnte Zellmembranen. — Eine deutliche Trennungszone war in keiner Labiatenblüthe nachweisbar.

Die Kelche in dieser Familie haben eine sehr verschiedene Form und Grösse. Sie bestehen aus Schwammparenchym und besitzen in den Kanten derbe Sclerenchymbündel. Eine charakteristische Gestalt hat der Kelch von Scutellaria, dessen Oberlippe einen hohlen Sporn trägt und sich nach dem Ausfallen der Krone fest auf die Unterlippe auflegt. So entsteht ein allseitig geschlossenes und durch Verholzung der Kelchwände gefestigtes Fruchtgehäuse. Sind die Früchte reif, so weichen die Zellen einer kleinzelligen Zone an der Basis der Oberlippe auseinander, diese fällt ab, die Samen werden ausgestreut und die Unterlippe allein bleibt stehen. — Der zur Fruchtzeit etwas vergrösserte Kelch von Lamium u. a. besitzt lange, ausgespreizte Zähne, in denen ein Gefässbündel endigt,

diese Zähne sind durch tiefe Einschnitte des Kelchsaumes getrennt. An diesen Stellen, wo Einrisse leicht erfolgen könnten, sind Schutzeinrichtungen vorhanden, wie sie Haberlandt in seiner „physiologischen Pflanzenanatomie" p. 131 beschreibt. Von einem Kelchzahn zum anderen ziehen sich mehrere Reihen den Rand des Kelchsaumes bildender Zellen, die in der Längsrichtung des letzteren gestreckt sind und sehr dicke Wände haben. Sie stehen mit den Bastbelegen der Gefässbündel in den Zähnen in Zusammenhang und gehen nach der Basis des Kelches zu allmählich in gewöhnliche Parenchymzellen über.

39. Plantaginaceae.

Untersucht wurden: Plantago lanceolata, Pl. arenaria.

Die häutige, am Rande viertheilige Krone wird in der Mitte ihres röhrigen Theiles durch den Fruchtknoten in einem scharfen Risse abgesprengt. Die vorderen Kelchzipfel von Pl. arenaria zeigen auf der Oberseite nahe der an der Oberfläche des Köpfchens hervortretenden Spitze ein gefördertes Dickenwachsthum und besitzen auf der Unterseite starke, zur Fruchtzeit verholzende subepidermale Bastbündel; sie gewinnen daher äusserlich ein den Zapfenschuppen von Pinus ähnliches Ansehen.

40. Campanulaceae.

Untersucht wurden: Campanula bononiensis, C. trachelium, Specularia speculum, Jasione montana.

Längsschnitte durch Knospen und Blüthen zeigen, dass das Gewebe der gemeinschaftlichen Kelch- und Fruchtknotenwand sich allmählich in das von Kelchzipfel und Krone fortsetzt. Das Gewebe der letzteren wird beim Absterben desorganisirt; schliesslich nehmen die an der Uebergangsstelle von Fruchtknoten und Krone gelegenen Zellen holzige Beschaffenheit an. Ueber ihnen fällt die abgestorbene zu einer braunen Haut verschrumpfte Krone ab. Die Kelchzipfel persistiren und erreichen zumal bei Specularia eine bedeutende Länge.

41. Cucurbitaceae.

Untersucht wurden: Cucurbita pepo, Ecbalium agreste.

In dieser Familie ist es der Gegensatz im Verhalten der ♂ und ♀ Blüthen, der hier zu erörtern ist. Auf Längsschnitten durch ♀ Blüthen, gleichviel welchen Alters, sieht man das saftige Parenchym der Fruchtknotenwand allmählich in das der oberständigen Blüthe übergehen. Letztere beginnt von oben nach unten abzuwelken; dabei zeigen ihre Zellen und die der Insertionsstelle neben vermindertem Turgor schon die Spuren einer beginnenden Zersetzung, indem sie sich verfärben und besonders um die Gefässbündel herum mit gelben Excreten füllen. Diese Erscheinung wird immer intensiver, der Zusammenhang der Zellen im unteren Theile der weich und missfarbig gewordenen Blüthe löst sich, die Zellwandungen auf der Oberfläche der unebenen Trennungsstelle legen sich dicht aufeinander und bilden, durch gelbe Zersetzungsproducte zu einer structurlosen Schicht verklebt, eine Pseudo-Epidermis auf dem Scheitel der Frucht. Anders verhalten sich die ♂ Blüthen. Auf Längsschnitten durch junge Knospen ist bereits im Blüthenstiel dicht unterhalb des Kelches eine mehrere Reihen hohe Lage kleiner Zellen zu unterscheiden, die durch ihre vorwiegende Ausdehnung quer zur Blüthenaxe sich von den an sie nach oben und unten angrenzenden langgestreckten Zellen unterscheidet. Ungefähr in der Mitte dieser Zone, aber in keiner irgendwie äusserlich vorher gekennzeichneten Stelle erfolgt ein Auseinanderweichen der Zellen; man findet dabei manchmal Stadien, in denen dieser Akt bereits eingetreten, die Gefässbündel aber noch im Zusammenhang stehen. Zwischen beiden Trennungsflächen ist dann ein merklicher Zwischenraum vorhanden.

42. Rubiaceae.

Die Krone der untersuchten Sherardia arvensis löst sich in einer deutlichen Trennungsschicht ab; der Kelch persisirt.

43. Caprifoliaceae.

Untersucht wurden: Lonicera nigra, Adoxa moschatellina.

Die Krone von Lonicera zeigt eine Trennungschicht. Eine

solche findet sich auch bei Adoxa in der Stelle, wo der von Eichler[1]) als Krone, von Drude[2]) als Perigon gedeutetete Perianthkreis dem Involucrum inserirt ist.

44. Dipsaceae.

Untersucht wurden: Dipsacus silvester, Scabiosa columbaria, Succisa pratensis.

Die Angehörigen dierer Familie sind durch zwei Umstände charakterisirt: die kleinen Blüthen stehen dichtgedrängt auf einem gewölbten, mit Spreuschuppen oder Haaren bekleideten Fruchtboden, und jede derselben ist von einem röhrigen Calyculus umgeben. Obwohl nun diese Thatsachen auf die späteren Schicksale der Perianthkreise ohne Einfluss sind, und deshalb hier nicht berücksichtigt werden dürften, so bieten sie doch einen erwünschten Anknüpfungspunkt an früher bei den Caryophyllaceen entwickelte Anschauungen. Wir sahen bei Tunica, dass der eigentliche Kelch in seiner Function von einem Aussenkelche unterstützt wurde. Die Dipsaceen dagegen sind ein Beispiel dafür, dass ein solcher Calyculus, also ein einem Involucrum homologes Gebilde, die Function eines echten Kelches völlig übernimmt. Denn dieser letztere kann bei seiner epigynen Stellung überhaupt nicht hierfür in Betracht kommen. Die bedeutende Entwickelung der Wand des Calyculus steht dabei im umgekehrten Verhältniss zur Ausbildung der Fruchtknotenwand — eine Erscheinung, der wir ebenfalls bei den Caryophyllaceen und Solanaceen begegneten. So besitzt z. B. Calyculus von Scabiosa columbaria in seinen acht Kanten derbe, während der Fruchtreife verholzende Bastbündel; der ihm eng anliegende Fruchtknoten hat dagegen nur eine dünnhäutige Wand. — Stehen die Blüthen sehr gedrängt und sind sie ausserdem noch von festen, starren Spreublättern umgeben, so wird dadurch der Calyculus in seiner Ausbildung etwas beschränkt, so z. B. bei Dipsacus silvester.

Der eigentliche Kelch besitzt eine nach den einzelnen Gattungen

1) Eichler. Blüthendiagramme I. p. 272.

2) Drude. Ueber die natürliche Verwandtcchaft von Adoxa und Chrysosplenium. Bot. Ztg. 1879.

sehr verschiedene Form; so ist er bei Dipsacus nur ein kurzer abfälliger Saum, bei Scabiosa erscheint er in fünf langen, am Grunde verbundenen Borsten u. s. w. Die Krone lässt an ihrer Insertionsstelle eine sehr deutliche, aus quer gestreckten Zellen bestehende Trennungszone erkennen.

45. Compositae.

Untersucht wurden; Cynara scolymus, Centaurea jacea, Lactuca scariola.

Die grosse Familie der Compositen zeigt, wie schon ohne eingehendere Untersuchung zn constatiren ist, eine vollständige Uebereinstimmung der hier zu betrachtenden Verhältnisse. Die Krone löst sich, nachdem sie welk, manchmal auch trocken geworden ist, in einer deutlichen Trennungsschicht vom Fruchtknoten ab. Infolge der dichten Stellung der von einem gemeinsamen Involucrum umgebenen Blüthen ist der epigyne Kelch sehr reducirt, als schmaler Saum oder als Haarkranz ausgebildet. Es findet eben hier die aus jenen Stellungsverhältnissen erklärliche „Tendenz zum Schwinden" ihren vollsten Ausdruck[1]). Er erfährt während der Fruchtreife keine hier zu behandelnde Weiterbildung. Er ändert nur da, wo er als haariger Pappus erscheint, seine Consistenz, indem er austrocknet und steif wird. Dabei spreizen sich die einzelnen Haare auseinander und stellen den allbekannten Flugapparat dar.

Am Schlusse unserer Untersuchungen angelangt, erübrigt noch, in kurzen Zügen die wichtigsten Ergebnisse derselben zu recapituliren. Selbstverständlich kann es sich dabei nicht um Aufzählung von anatomischen Einzelheiten handeln, welche bei den im Vorstehenden behandelten Familien resp. Gattungen und Arten erörtert werden mussten; es ist vielmehr zu zeigen, wie die einleitungsweise gegebenen mehr theoretischen Ausführungen durch das thatsächliche Verhalten der Pflanzen bestätigt werden.

1) Eichler. Blüthendiagramme I, p. 270.

Wenn die Blattkreise der Kronen oder Perigone abfallen, so kann dies geschehen:

I. in einer kleinzelligen Trennungszone, welche in der Insertionsstelle allmählich sich ausbildet (conf. Lilium, Eschscholzia),

II. durch Verwittern, Desorganisation unter dem Einflusse der Atmosphärilien.

III. Die Kronen werden durch die Volumenzunahme der reifenden Frucht abgerissen.

Sämmtliche drei Modi finden sich sowohl bei sympetalen als bei eleutheropetalen Kronen; häufig treten I und III, sowie II und III miteinander combinirt auf, doch so, dass der eine vollständiger zum Ausdruck kommt als der andere. In den zu III gehörigen Fällen ruft die Grössenzunahme des Fruchtknotens Spannungen in der ihm anliegenden Kronenbasis hervor. Die besonders hinfälligen Kronen vieler Asperifolien schmiegen sich durch die eigenthümliche Gestalt ihrer Basis den jungen Früchten aufs vollkommenste an. Auch der Discus vieler Labiaten und Scrophulariaceen vermag durch Zunahme seines Volumens während der Blüthezeit solche Spannungen zu bewirken.

Wenn die Ablösung eines Perianthkreises durch eine Trennungsschicht erfolgt, so bleibt, da diese in der Insertionszone gelegen ist, kein Rest von der Basis des Perianthes stehen. Indess bei den untersuchten Nyctagineen und bei Rhinanthus liegt die Trennungsschicht oberhalb der Insertionsstelle. Der infolge dessen nach der Ablösung zurückbleibende Basaltheil erfährt bei den Nyctagineen eine bedeutende Weiterentwickelung, bei Rhinanthus nicht; wie die Krone von letzterem verhält sich auch das Receptaculum von Prunus. — Werden die Kronen durch das Wachsthum der Früchte abgesprengt, so bleibt ihre Basis in den meisten Fällen als häutiger Saum stehen; dieser Umstand scheint, da er, so weit die vorliegenden Untersuchungen reichen, bei den betreffenden Arten stets zu beobachten ist, eventuell systematisch verwerthbar zu sein (conf. Primulaceen, Scrophulariaceen).

Für die Kelche gilt, sofern sie abfällig, das für die Kronen Gesagte. Wenn sie persistiren, so erfahren sie entweder keine wesentliche Veränderung ihres anatomischen Baues (Alsineen und zahl-

reiche andere Familien), oder es treten solche ein. In letzterem Falle gestaltet sich der Kelch vielfach zu einem festen Gehäuse, welches den sich entwickelnden Fruchtknoten gegen Transpirationsverluste, mechanische Verletzungen und Angriffe von Parasiten zu schützen vermag. Dann ist die Fruchtknotenwand selber schwach entwickelt (Caryophyllaceen, Solaneen u. a.). Es ist hierbei eine vollständig durchgeführte Correlation in der Ausbildung von Kelch und Fruchtknotenwand wahrzunehmen. — Manchmal wird der Kelch in seiner Funktion von einem Aussenkelch unterstützt (Tunica, Dipsaceen). Je gedrängter die Blüthen neben einander stehen, um so geringer sind ihre Hüllkreise entwickelt (Dipsaceen, Compositen).

Am Schlusse meiner Untersuchungen angelangt, erfülle ich eine liebe Pflicht, indem ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh.-Rath Prof. Dr. Schenk an dieser Stelle den tiefgefühltesten Dank ausdrücke für das Wohlwollen, mit welchem er mich während meiner Studienzeit gefördert und welches er mir auch bei Abfassung dieser Arbeit in so reichem Maasse bewiesen.

Leipzig, December 1884.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXVII, XXVIII.

(Die Umrisse sämmtlicher Figuren sind mit der Camera lucida gezeichnet)

Taf. XXVII.

Fig. 1. Mirabilis Jalapa; entfaltetes Perigon. Längsschnitt durch die Einbiegung, um die prismatischen Zellen zu zeigen.

Fig. 2. Mirabilis Jalapa. Längsschnitt durch das Narbengewebe im Scheitel.

Fig. 3. Mirabilis Jalapa. Querschnitt durch dasselbe.

Fig. 4. Agrostemma Githago. Ein Stück Kelch im Querschnitt.

Fig. 5. Fruchtknotenwand (aus der unteren Hälfte). Querschnitt.

Fig. 6. Dianthus Carthusianorum. Kelch.

Fig. 7. Fruchtknotenwand.

Fig. 8. Lychnis macrocarpa. Kelch.

Fig. 9. Fruchtknotenwand.

Taf. XXVIII.

Fig. 10. Trapa natans. Querschnitt durch einen jungen Fruchtknoten unterhalb der Ursprungsstelle der Kelchzähne.

Fig. 11. Trapa natans. Querschnitt durch den Kelchzahn einer jungen Frucht.

Fig. 12. Trapa natans. Aeusserer Theil der Schale des Steinkernes im Querschnitt.

Fig. 13. Symphytum tuberosum. Blüthe im Längsschnitt.

Fig. 14. Heliotropium. Blüthe im Längsschnitt.

Fig. 15. Scrophularia nodosa. 1. Aeltere Knospe.

Fig. 16. 2. Blüthe, deren Krone eben ausgefallen.

Fig. 17. 3. Blüthe längere Zeit nach dem Ausfallen der Krone. C = Kelch. K = Krone. W = Wand des Fruchtknotens. D = Discus.

Fig. 18. Salvia glutinosa. Blüthe.

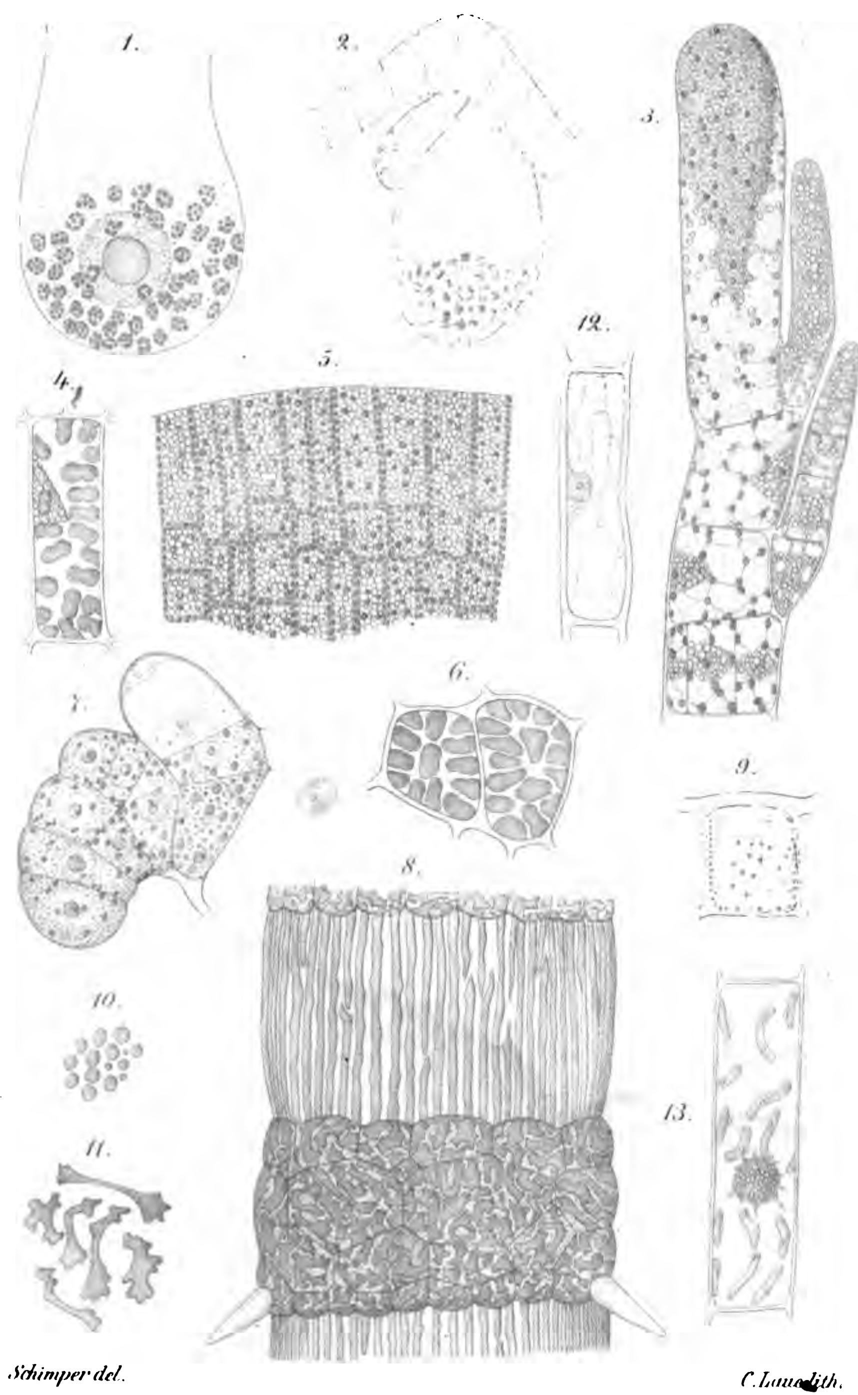
Fig. 19. Nach dem Ausfallen der Krone. C = Kelch. K = Krone. Dh = Discus hypogynus.

Fig. 20. Ajuga reptans. Längschnitt durch die Blüthe.

Verzeichiss der untersuchten Familien.

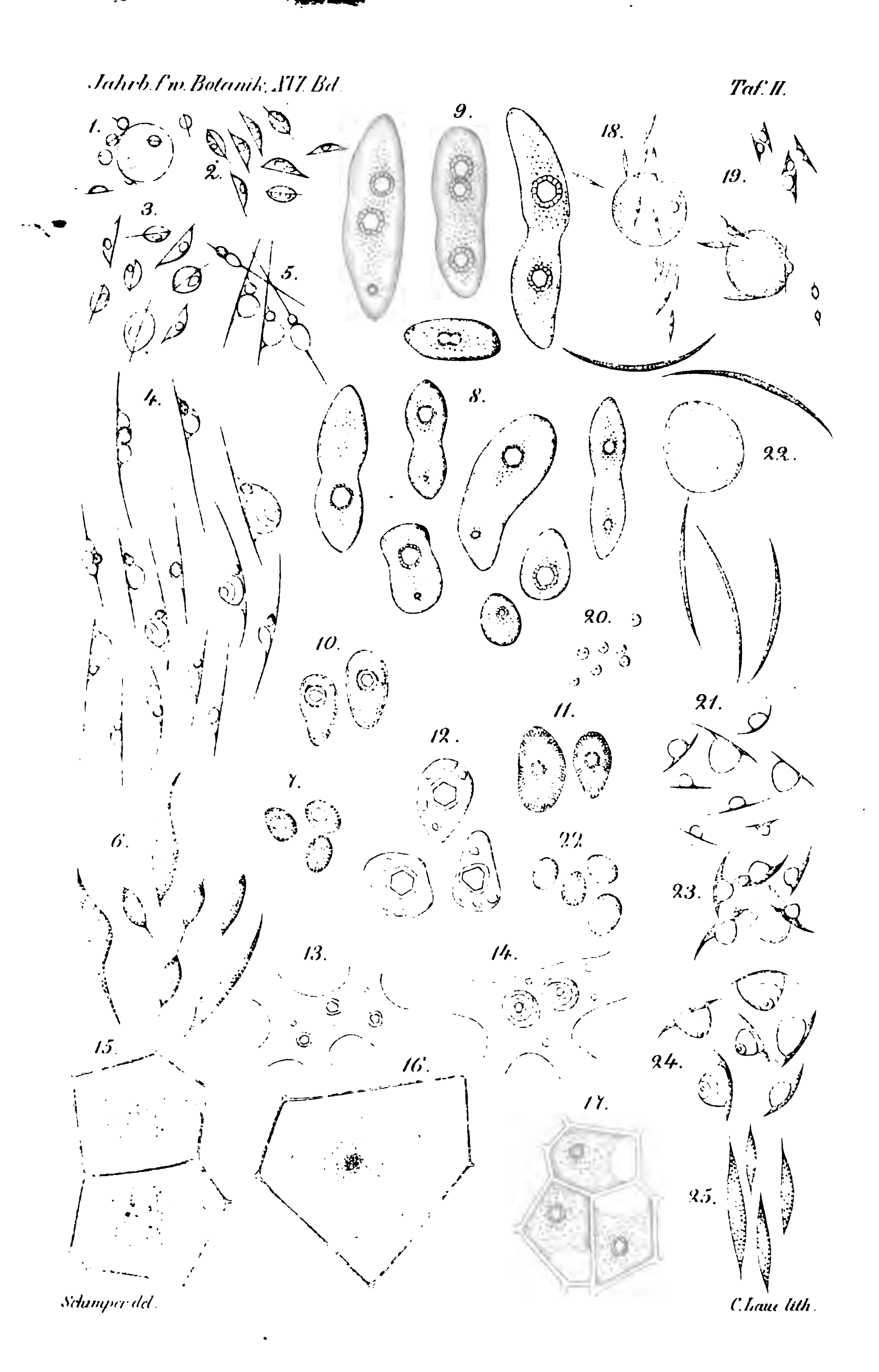
(Die Zahlen bezeichnen die Seiten.)

Druck von G. Bernstein in Berlin.



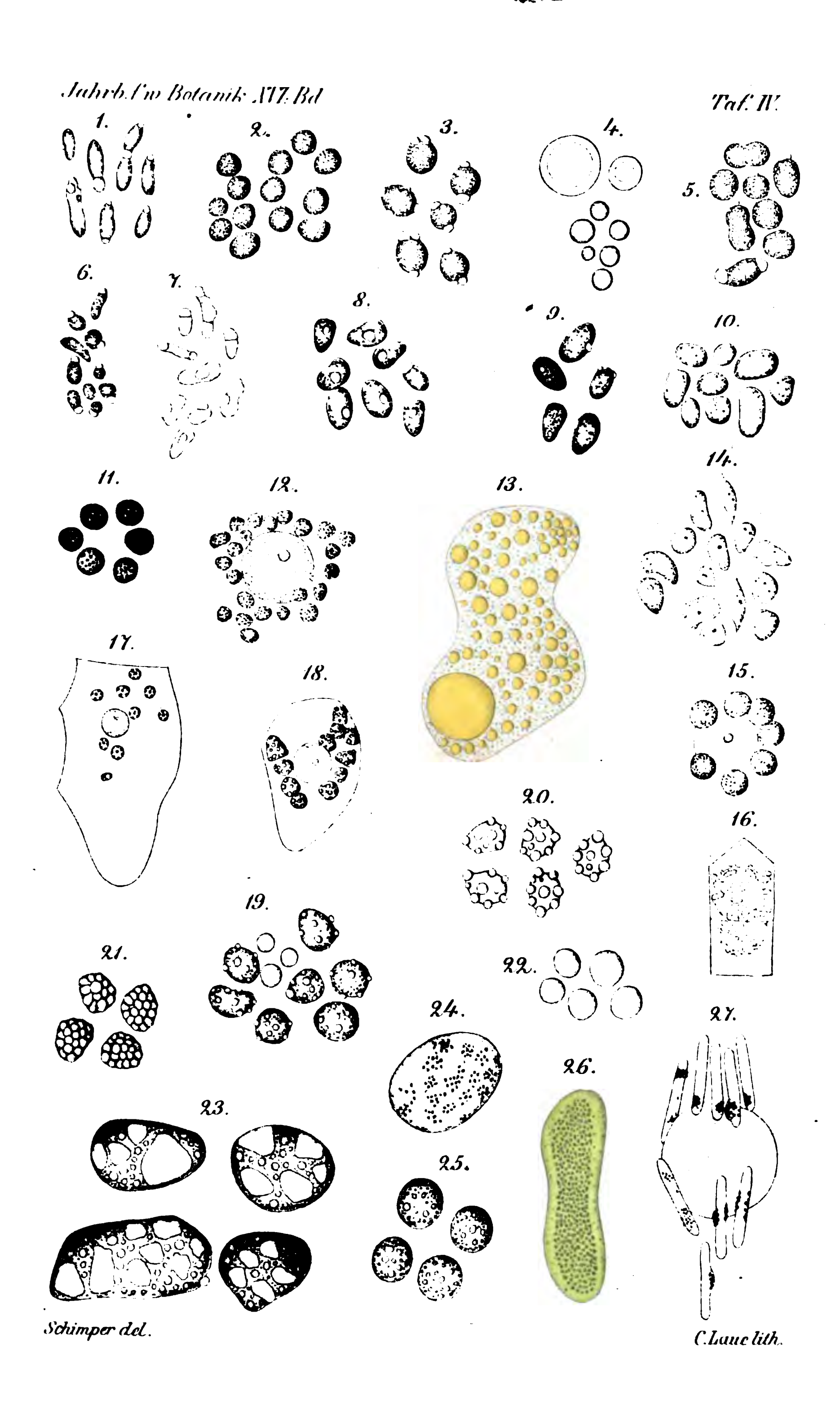
Schimper del.

C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik. XVI. Bd.
Taf. II.
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
22.
23.
24.
25.
Schimper del.
C. Laue lith.

Schimper del.

C. Laue lith.

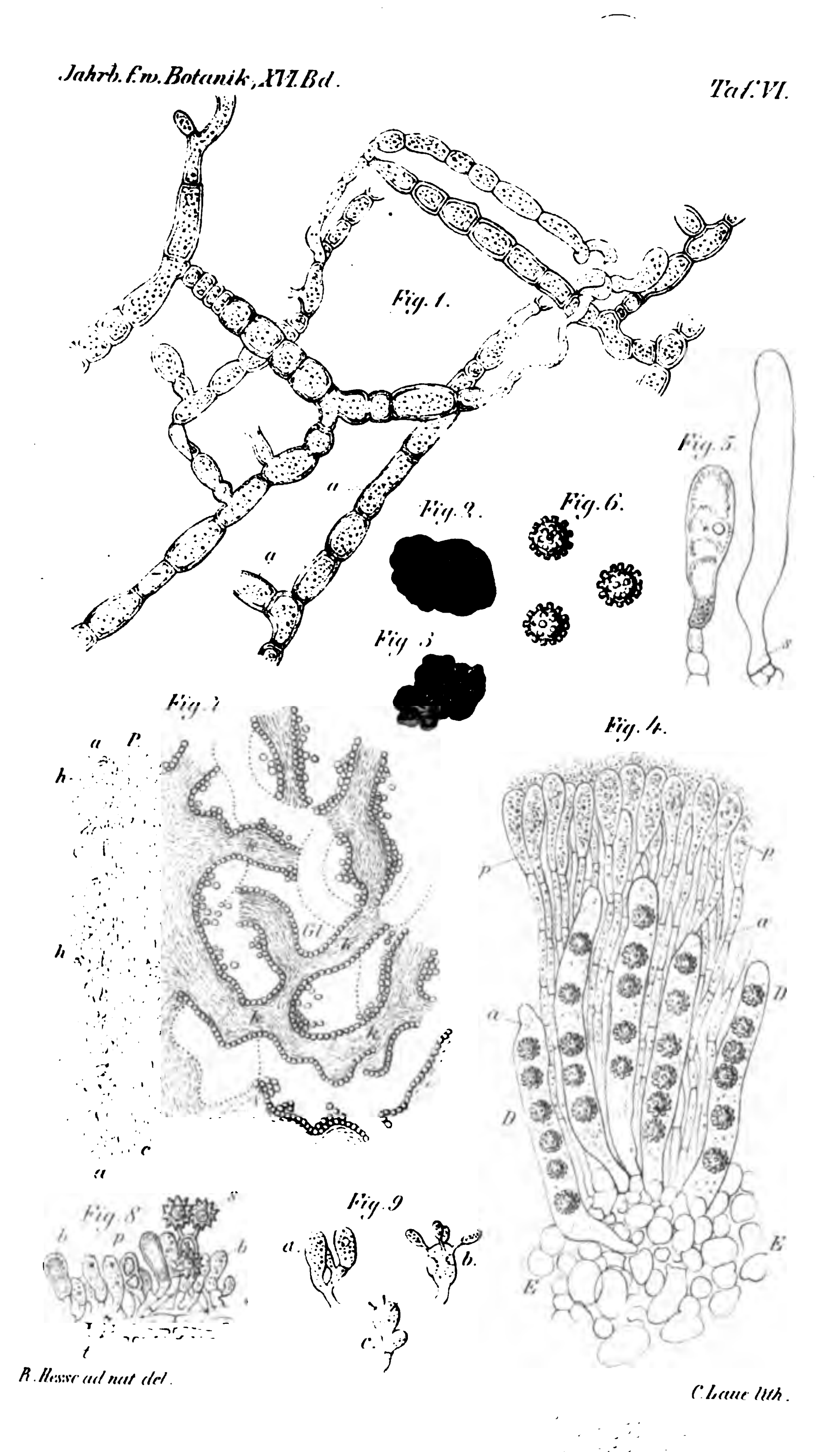


Schimper del.

C. Laue lith.

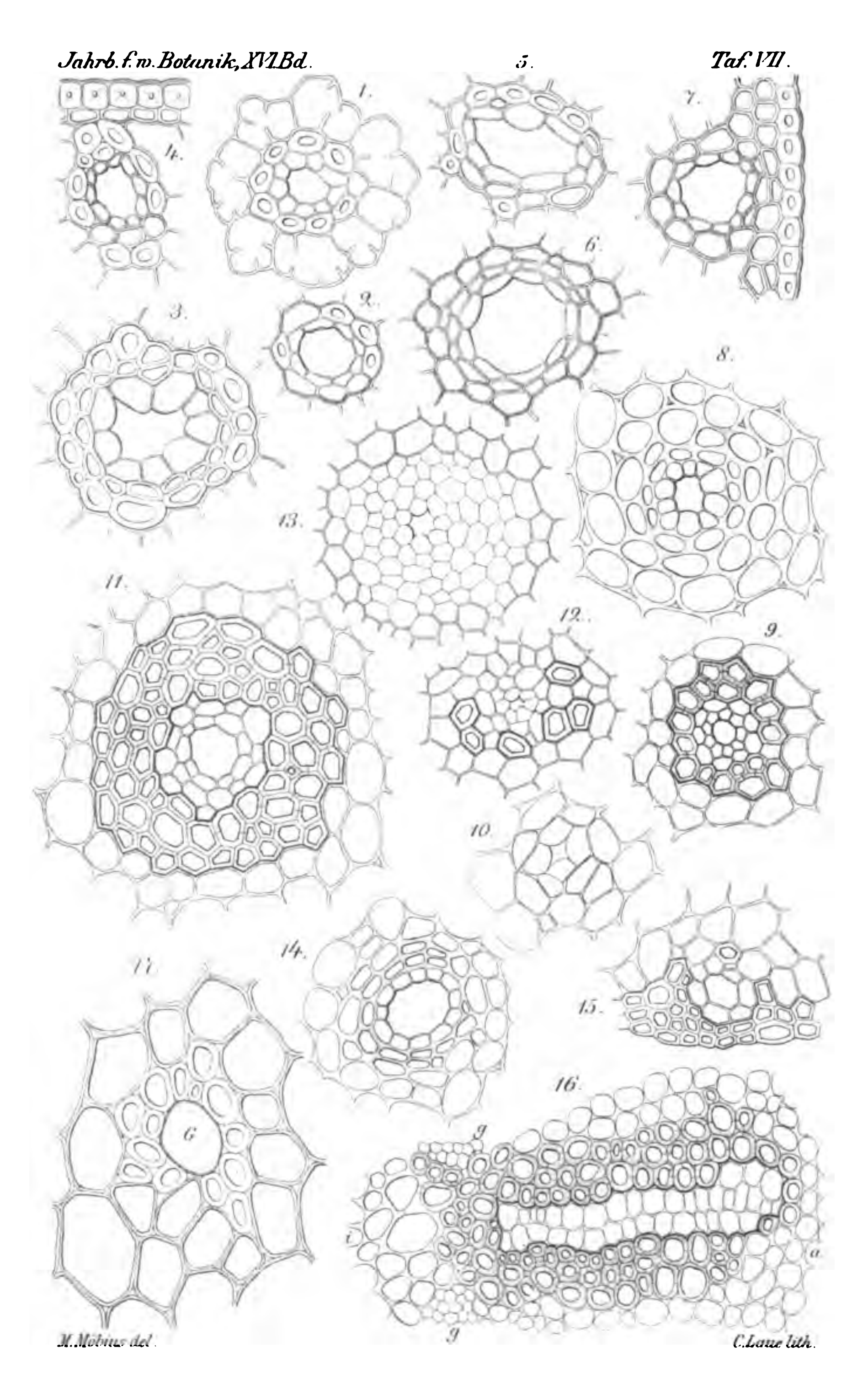
1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17.

Schimper del. C. Laue lith.

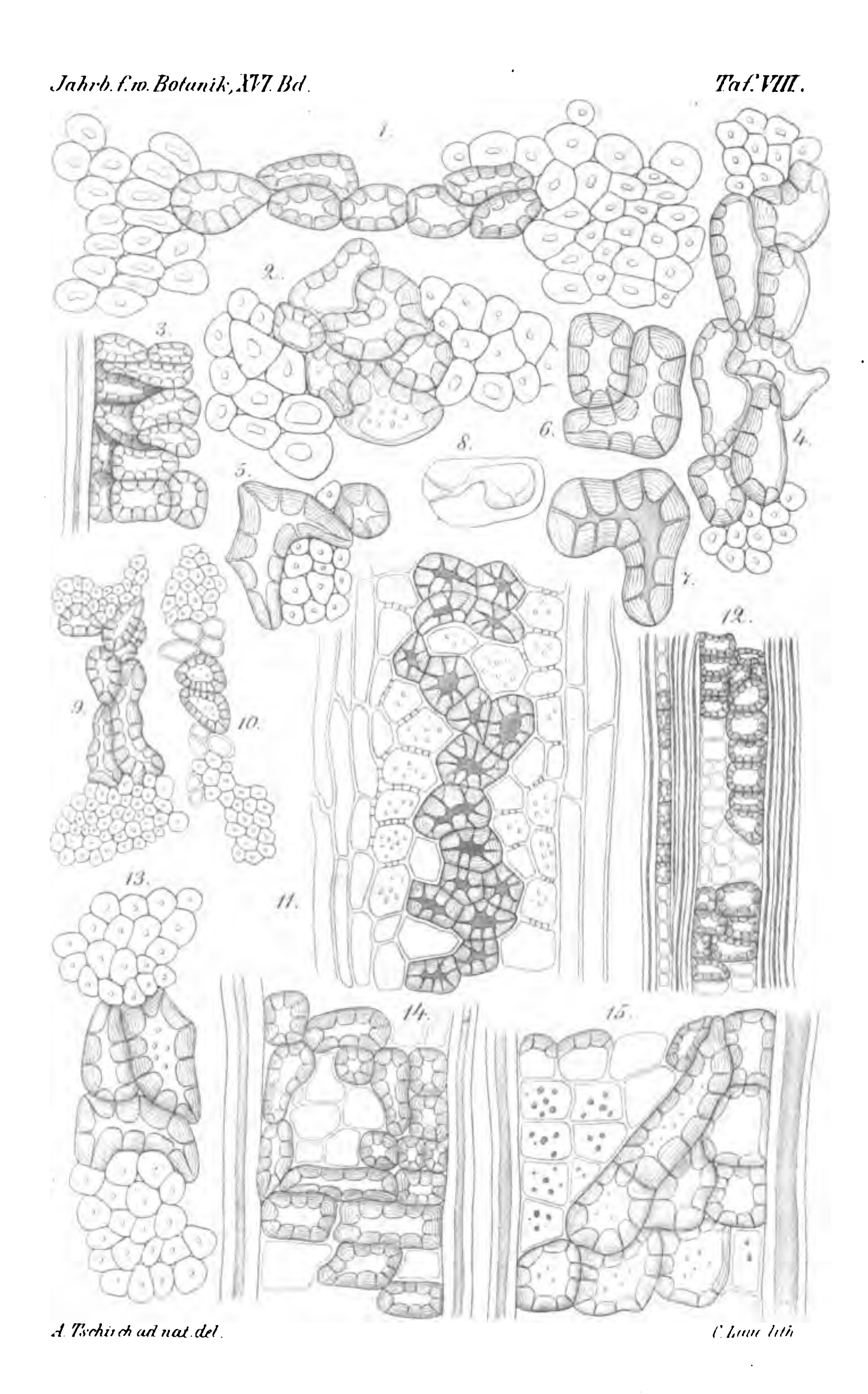


R. Hesse ad nat. del.

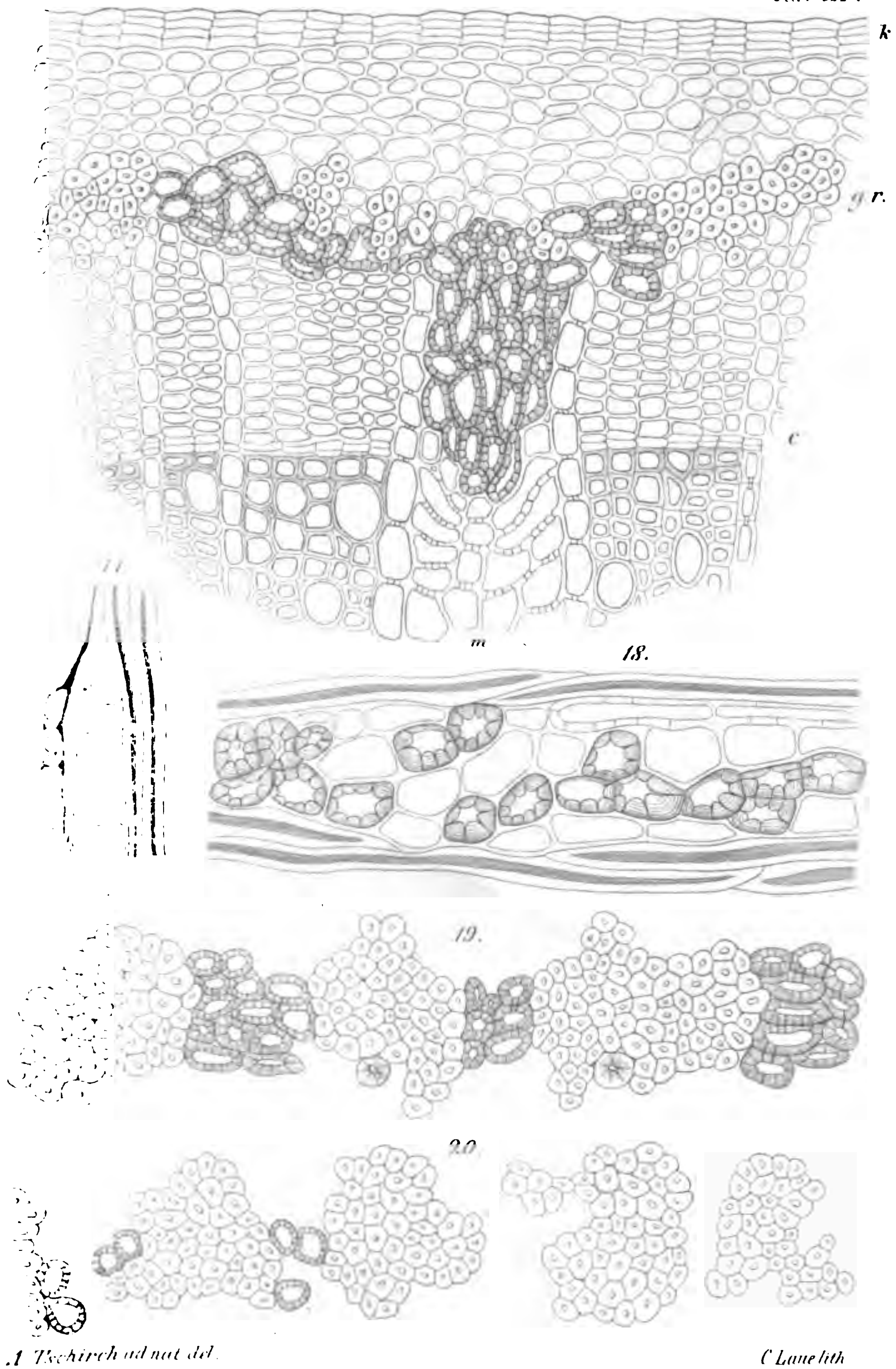
C. Laue lith.



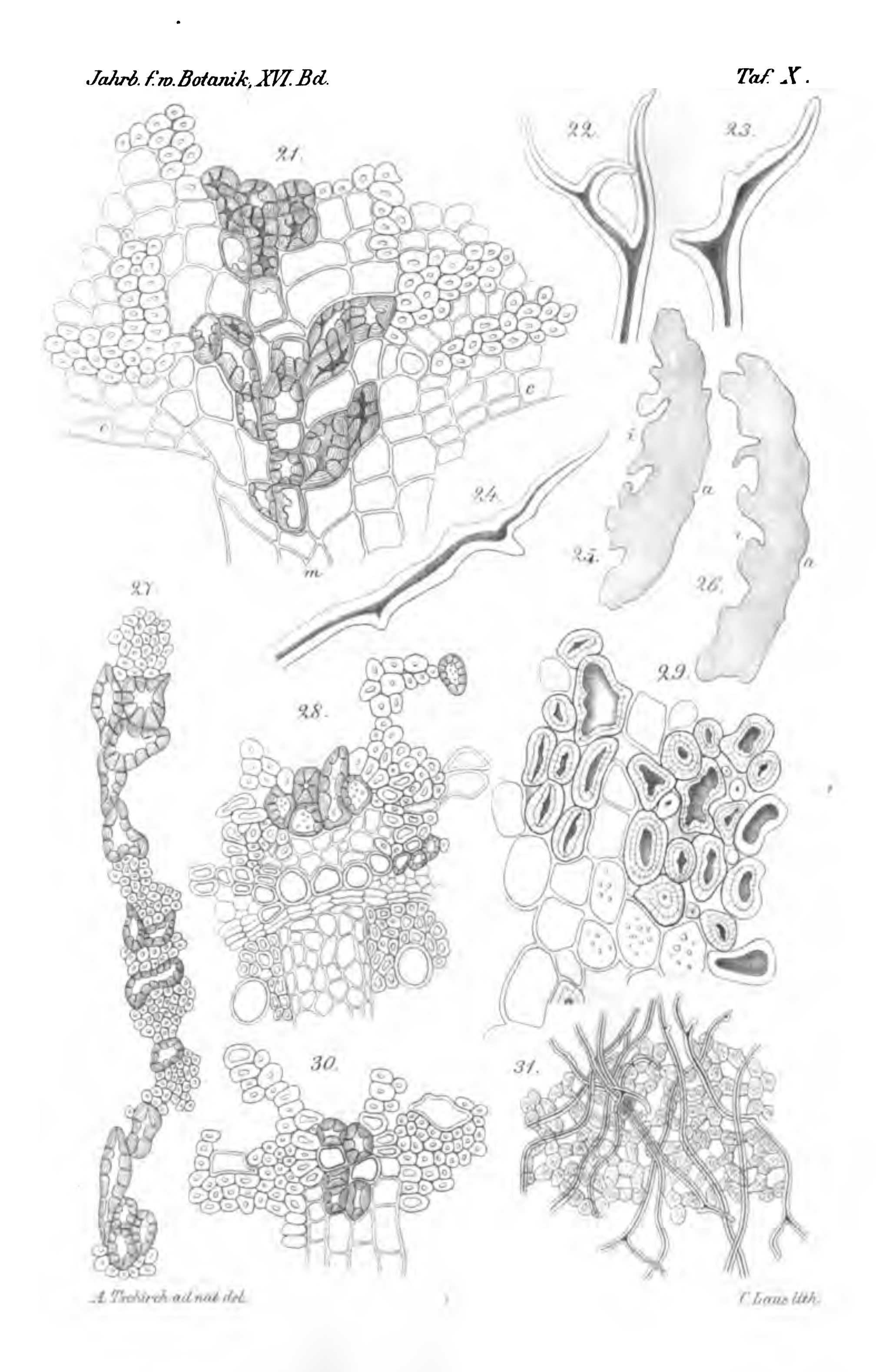
Jahrb. f. w. Botanik, XVI. Bd.
Taf. VII.
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
g
i
a
M. Möbius del.
C. Laue lith.



A. Tschirch ad nat. del. C. Laue lith.



A. Tschirch ad nat. del. C. Laue lith.



A. Tschirch ad nat. del.   C. Laue lith.

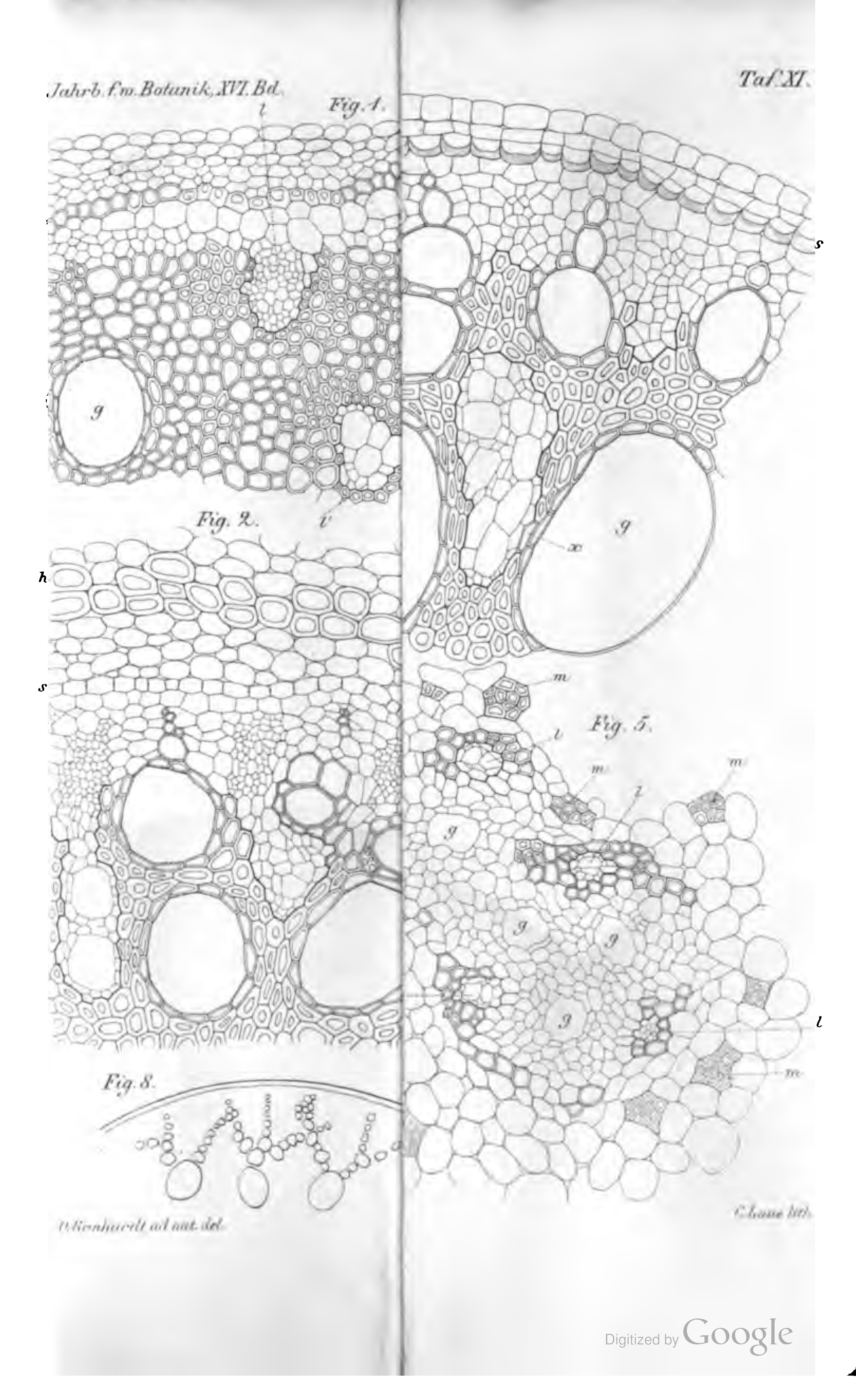
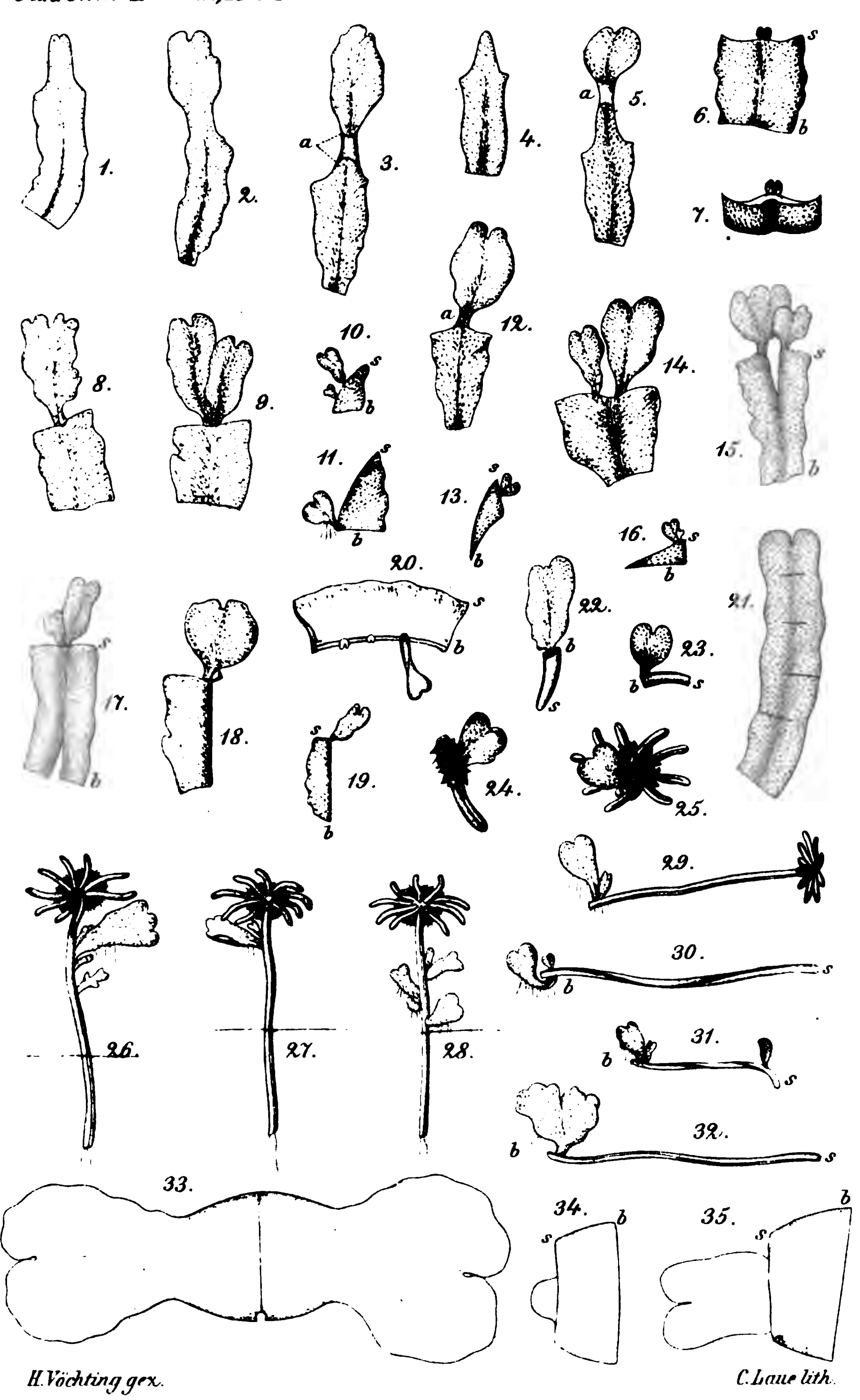
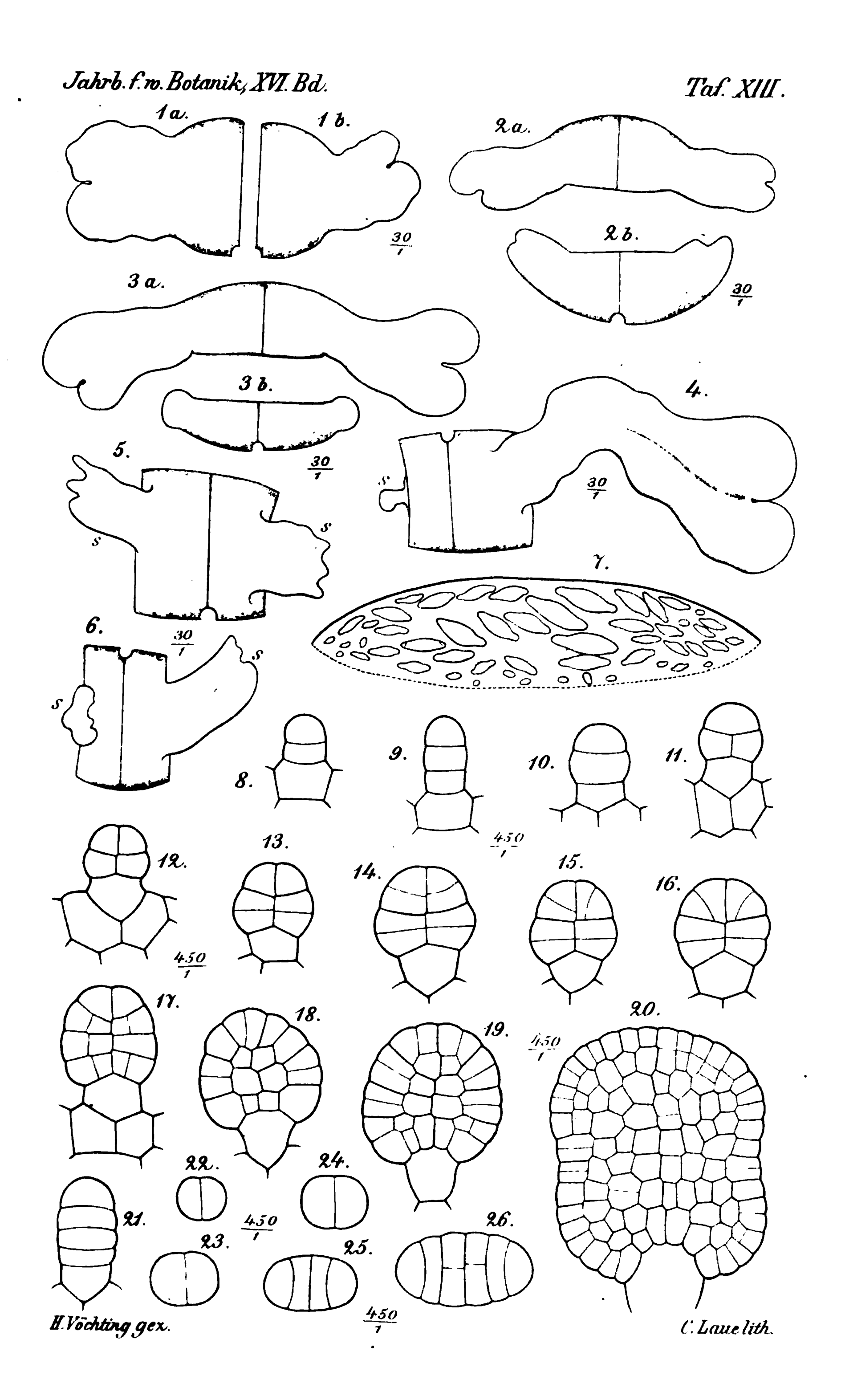
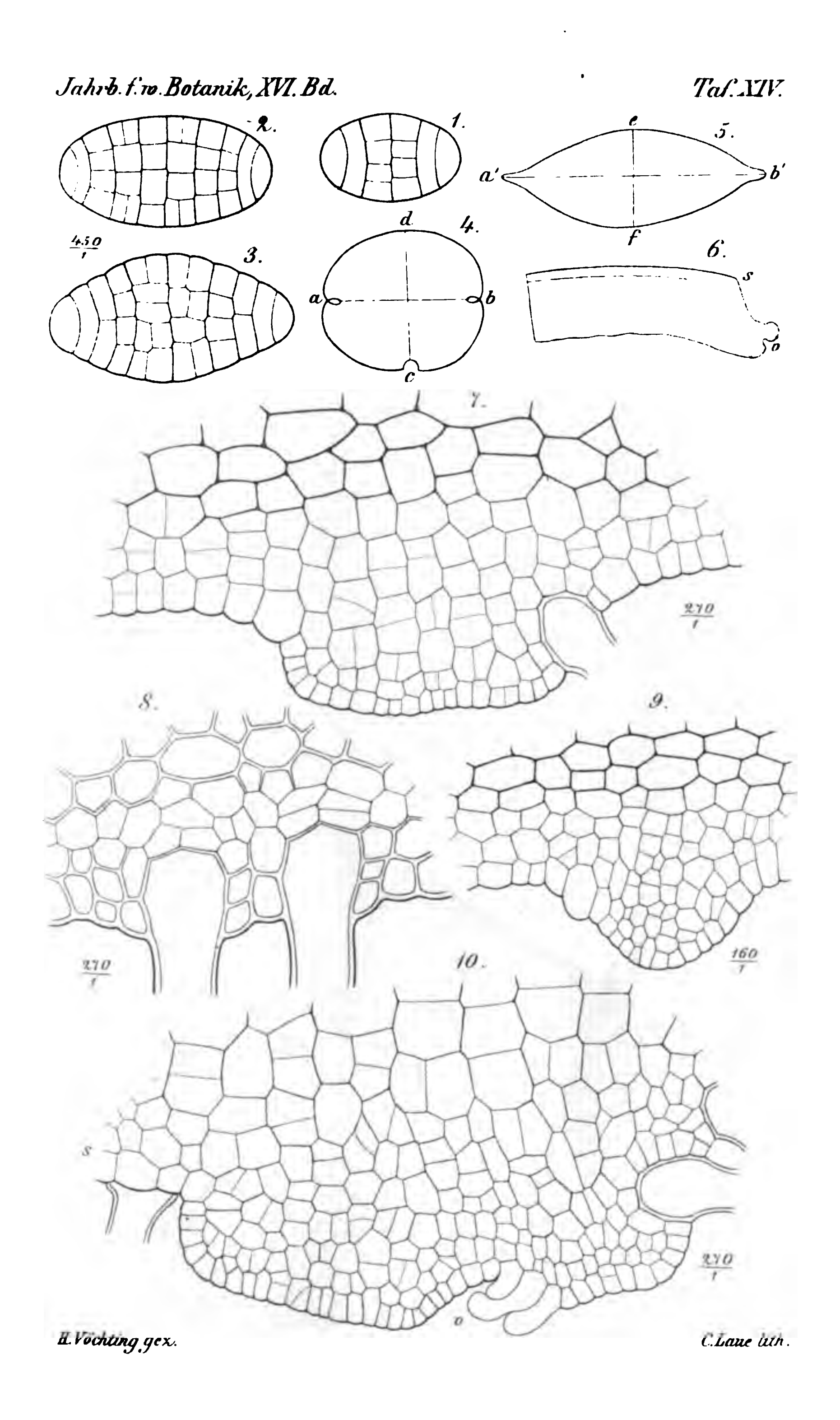


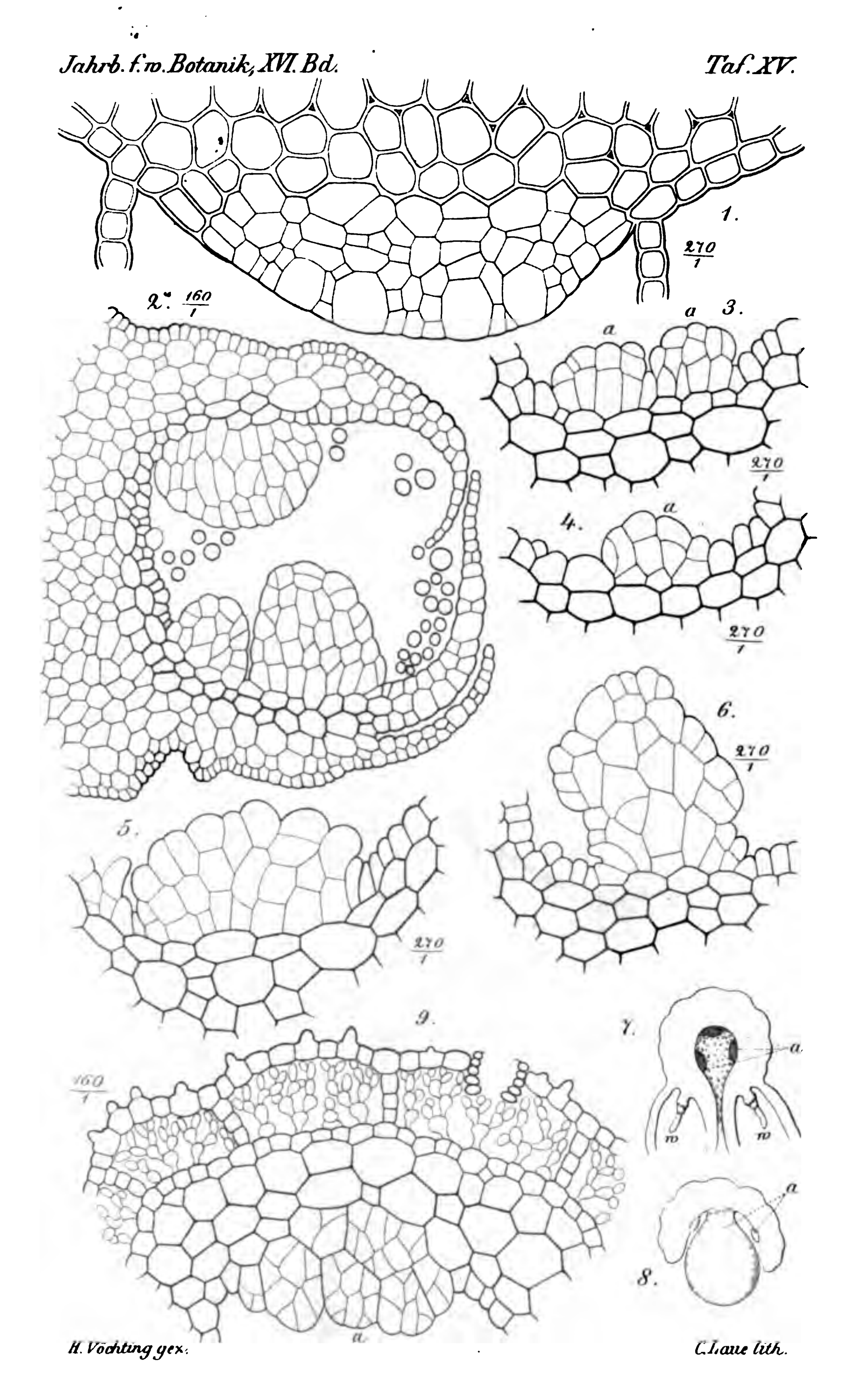
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 5.
Fig. 8.
g
x
m
l
s
h
i
W. Konhardt ad nat. del.
C. Laue lith.



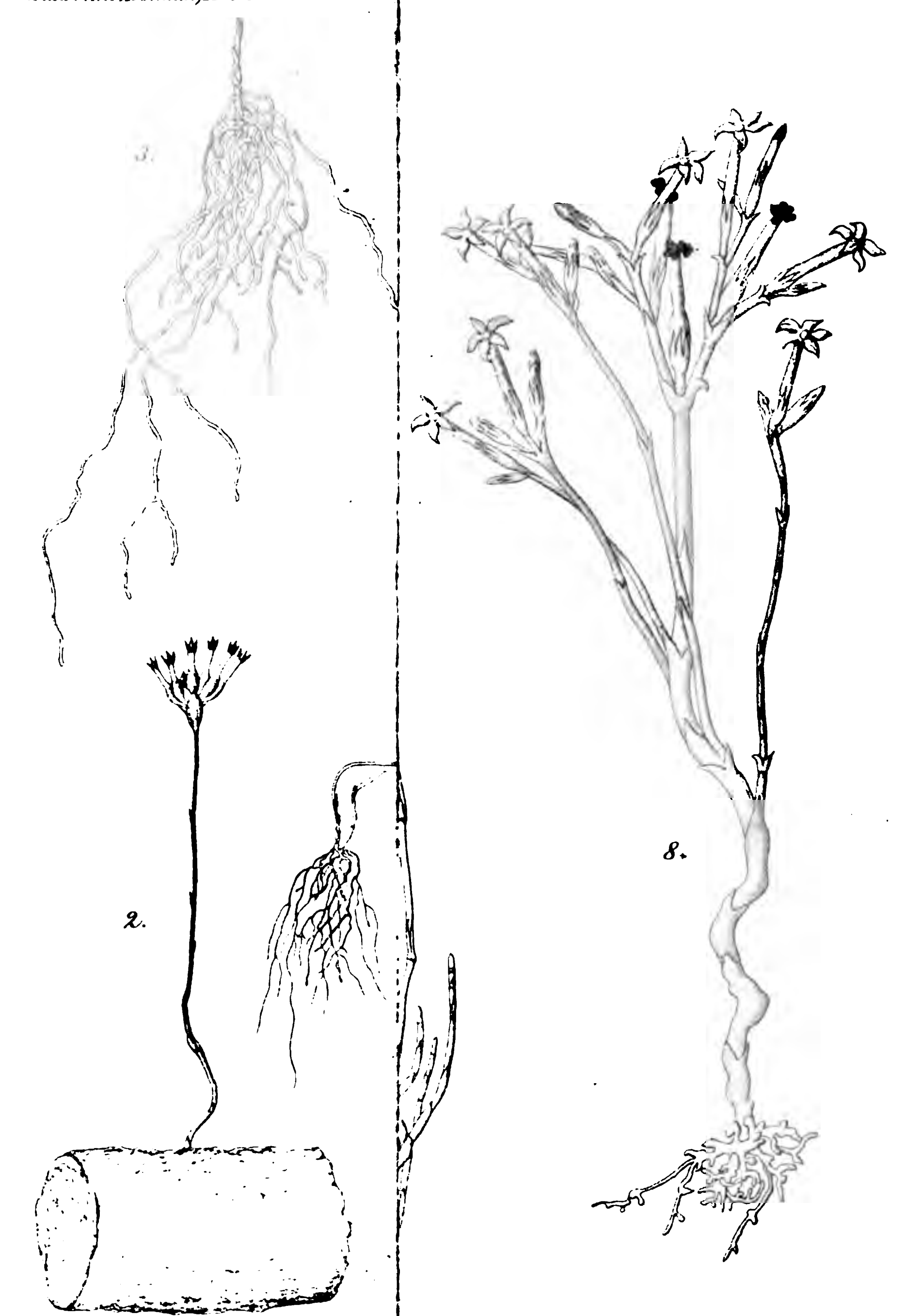
H. Vöchting gez. C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, XVI. Bd.
Taf. XIII.
1a.
1b.
2a.
2b.
3a.
3b.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
30/1
450/1
s
H. Vöchting gez.
C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, XVI. Bd.
Taf. XIV.
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
450/1
270/1
160/1
a
b
c
d
e
f
a'
b'
s
o
H. Vöchting gez.
C. Laue lith.



H. Vöchting gez. C. Laue lith.



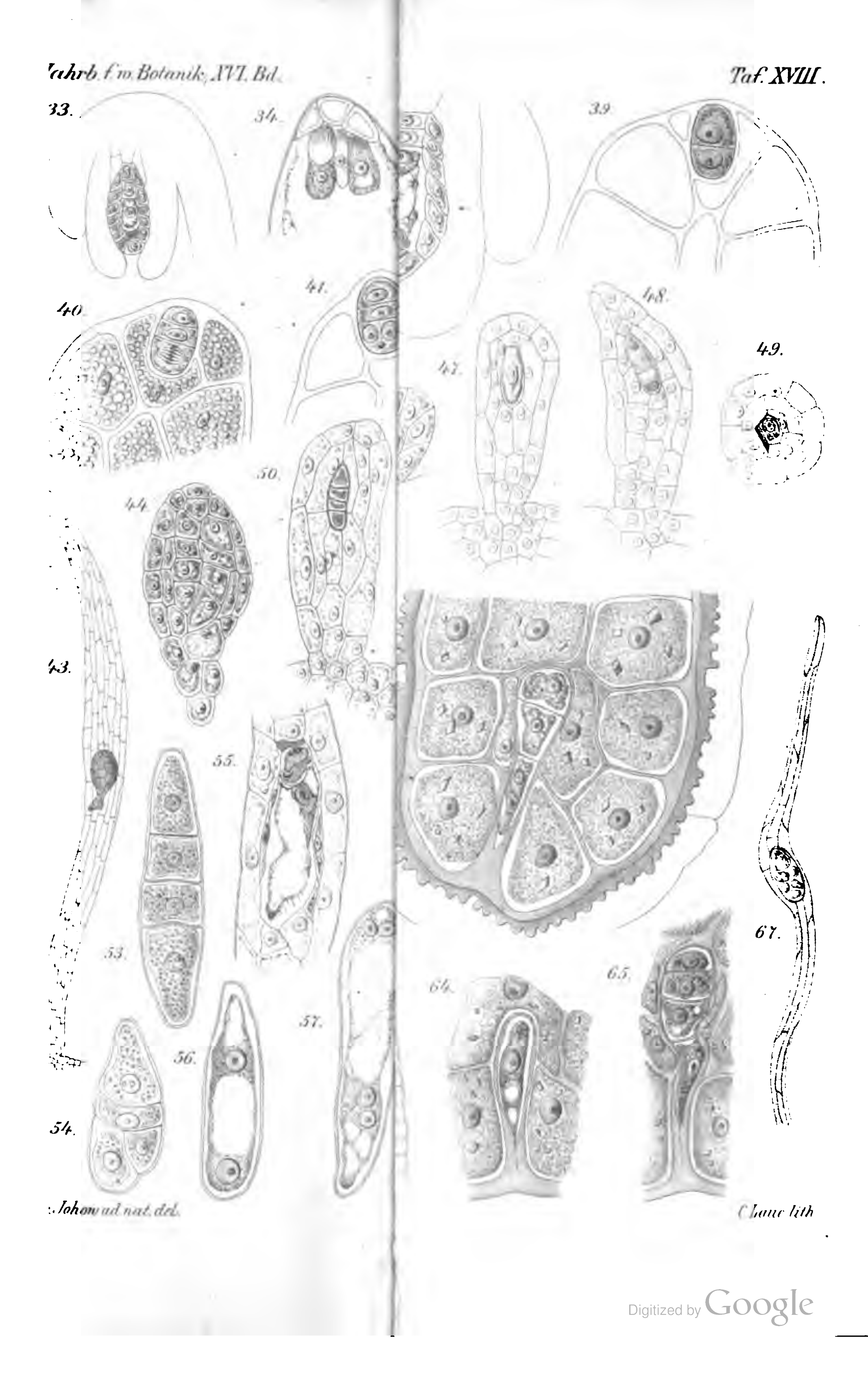
Fr. Johow ad nat. del.

C. Laue lith.

9. 10. 14. 15. 15 a. 16 a. 23. 26. 18. 15 b. 31. 16 b. 19. 29. 30. 20.

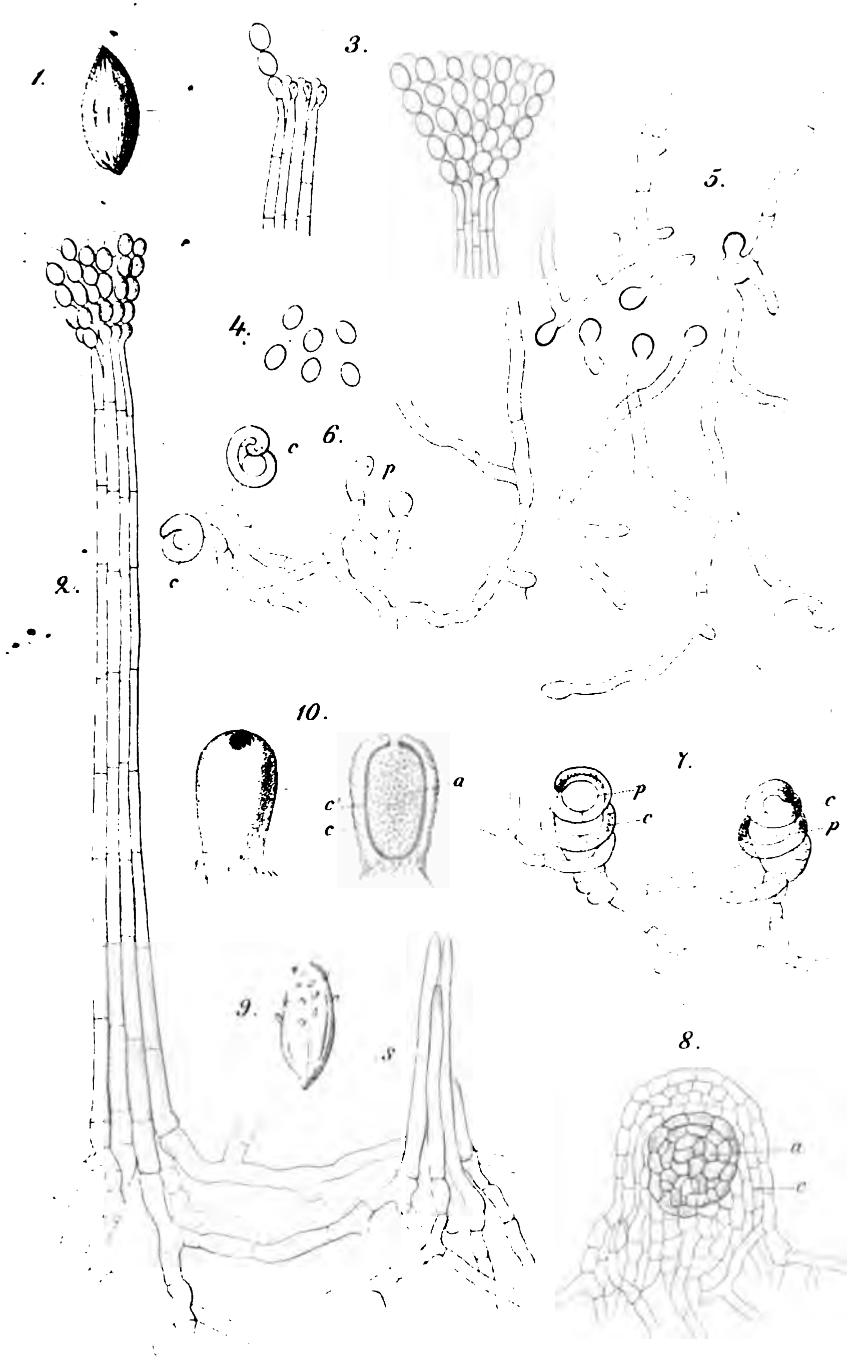
Fr. Johow ad nat. del.

C. Laue lith.



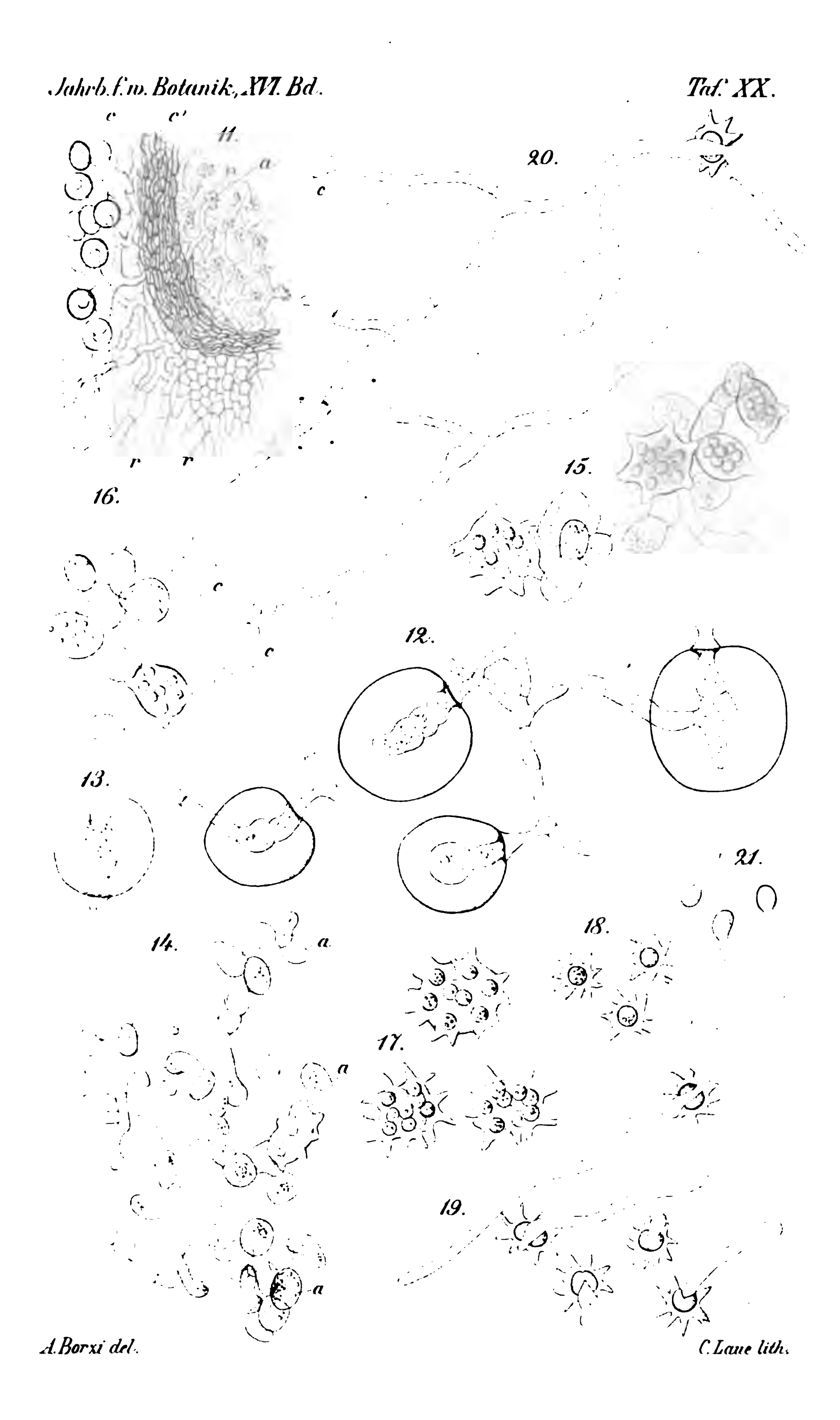
Johow ad nat. del.

C. Laue lith.

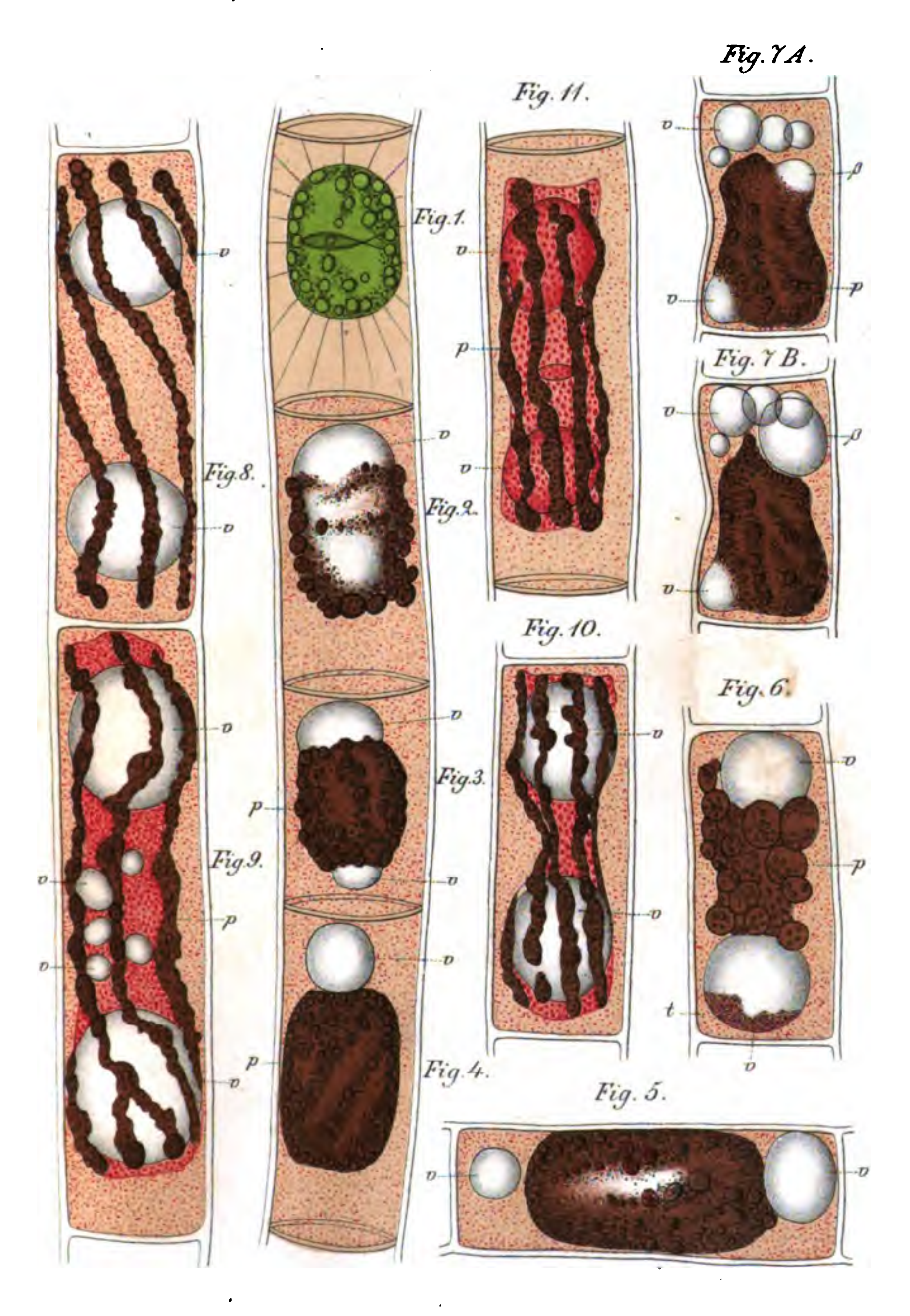


A. Borzi del.

C. Laue lith.



A. Borzi del. C. Laue lith.



de Vries del. C. Laue lith.

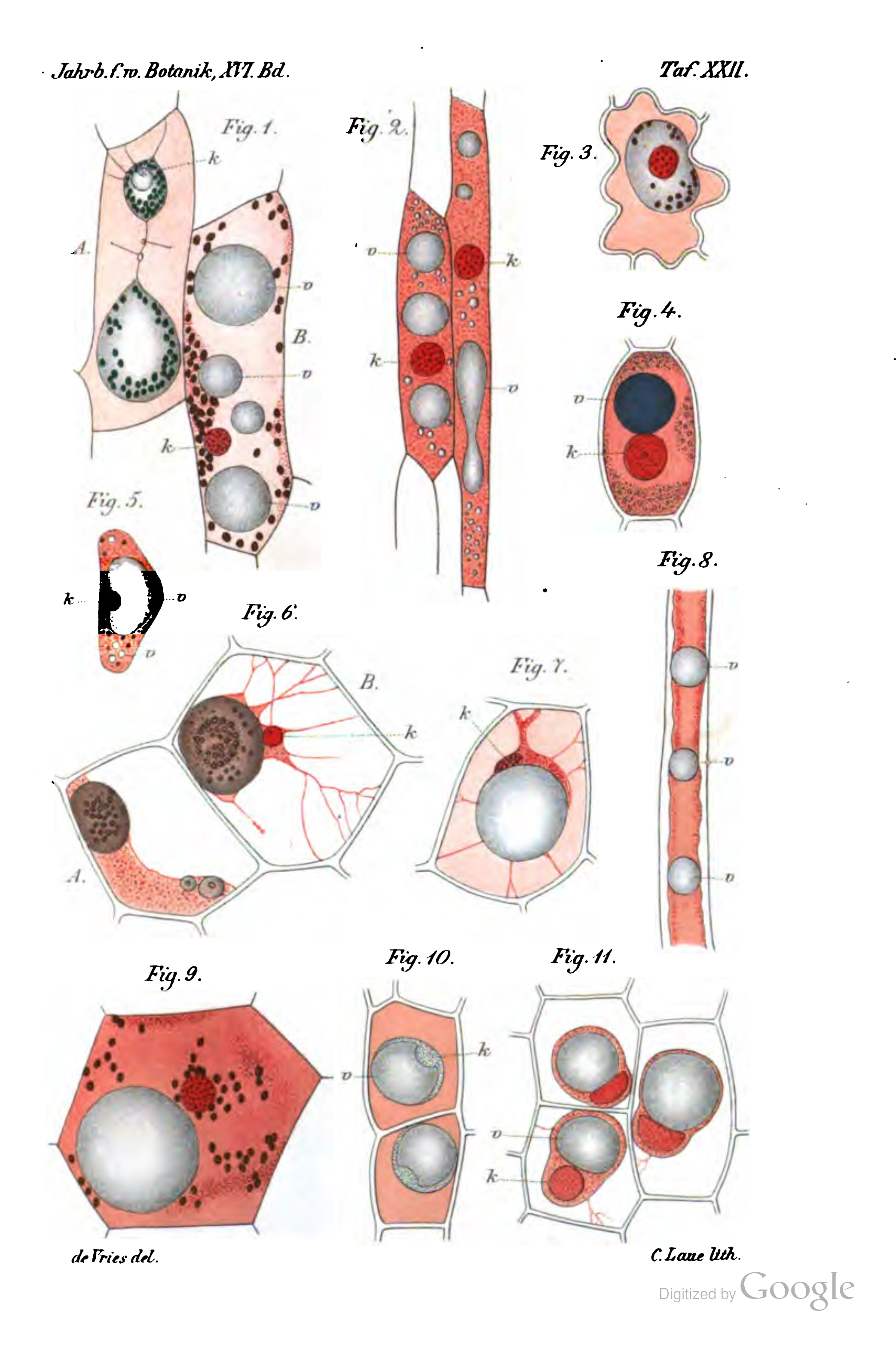
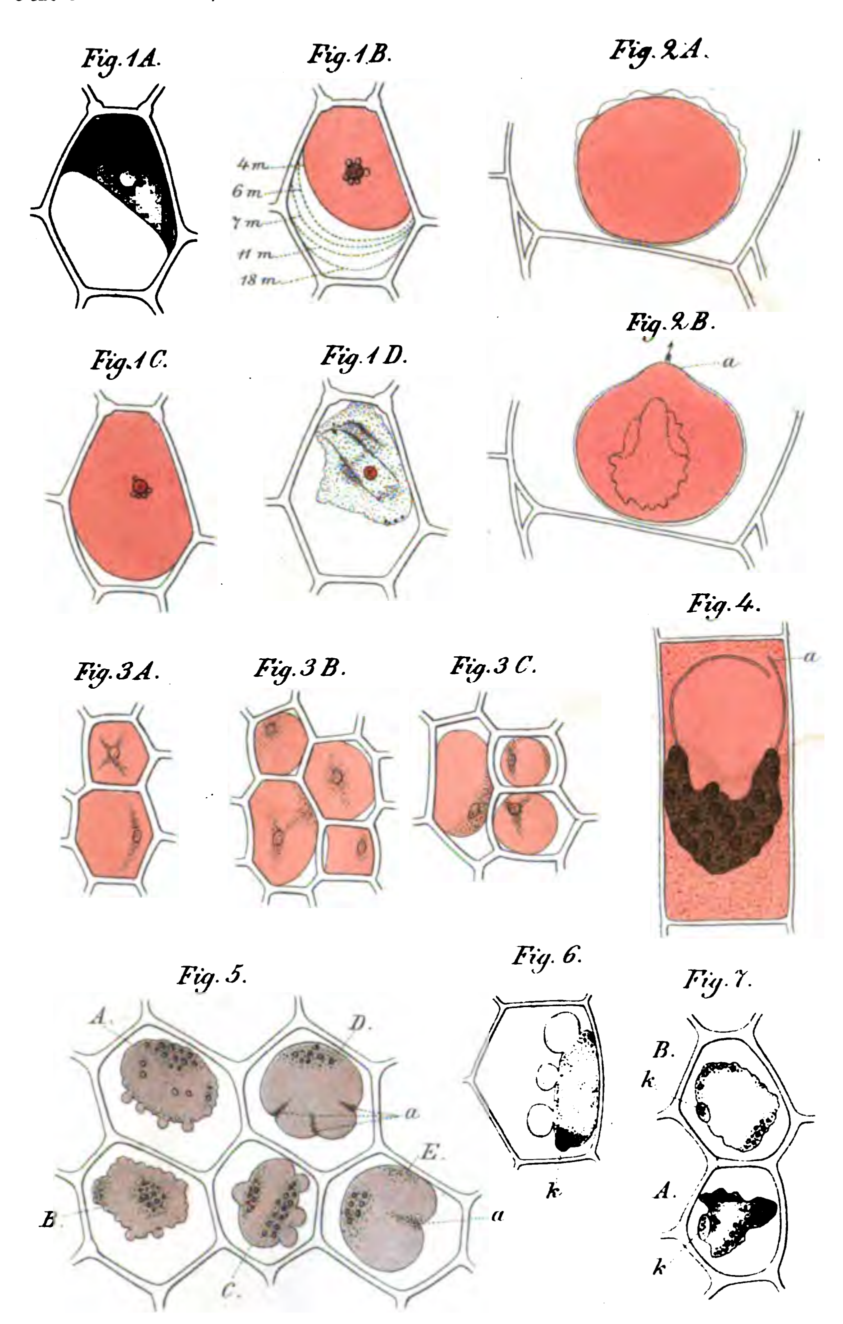
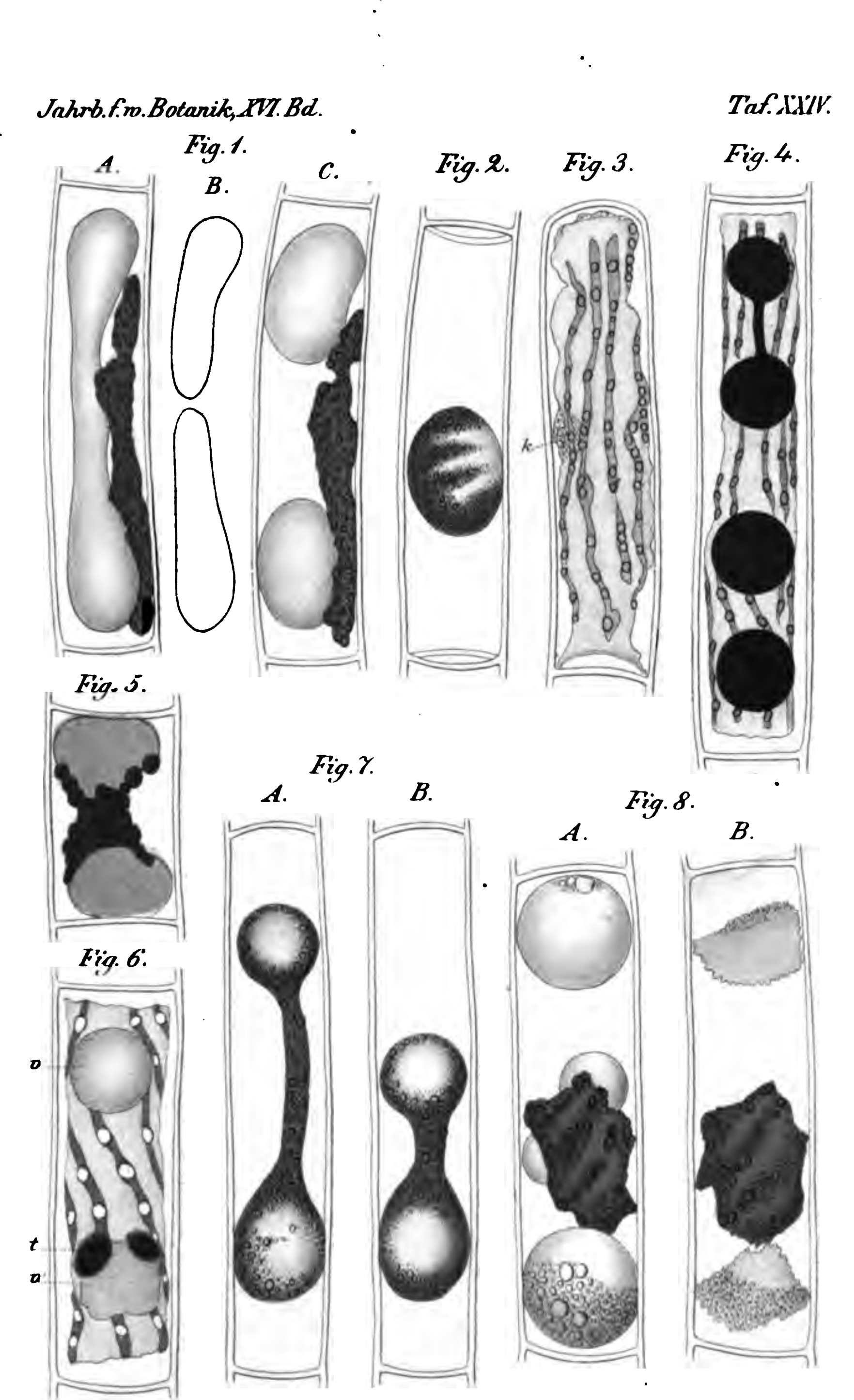


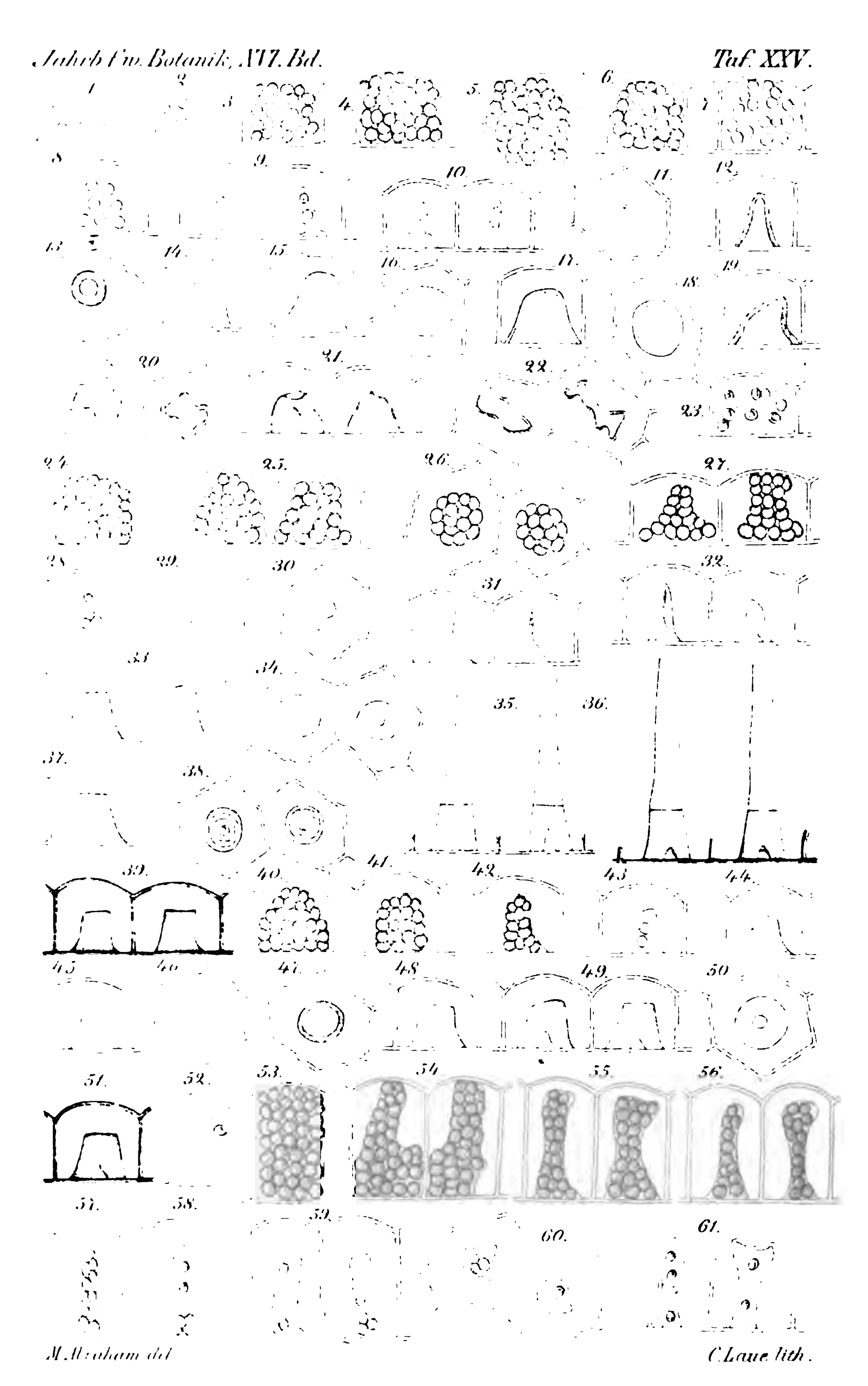
Fig. 1.
k
A.
v
B.
v
k
v
Fig. 2.
v
k
k
v
Fig. 3.
Fig. 4.
v
k
Fig. 5.
k
v
v
Fig. 6.
B.
k
A.
Fig. 7.
k
Fig. 8.
v
v
v
Fig. 9.
Fig. 10.
k
v
Fig. 11.
v
k
de Vries del.
C. Laue lith.

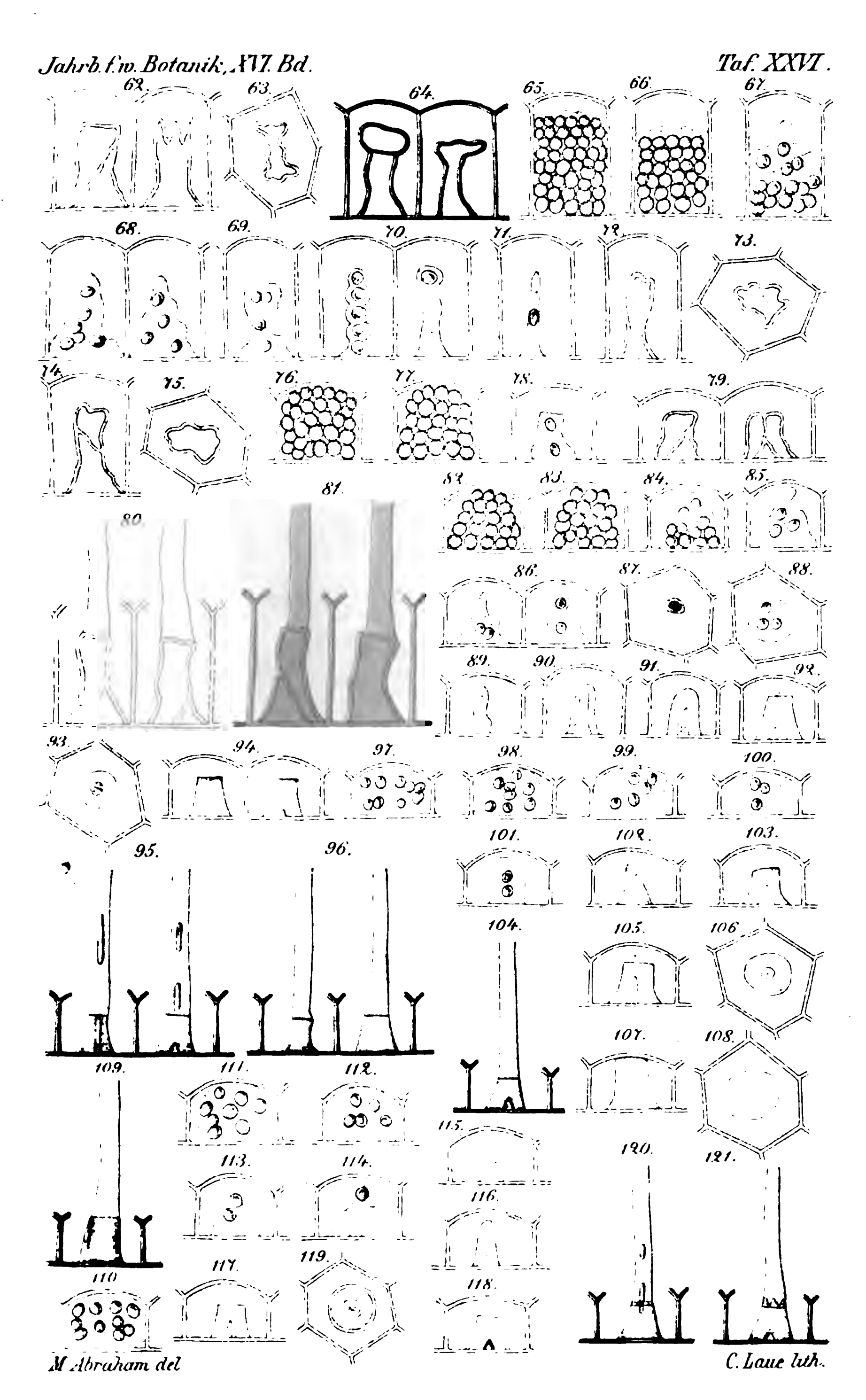


de Vries del. C. Laue lith.

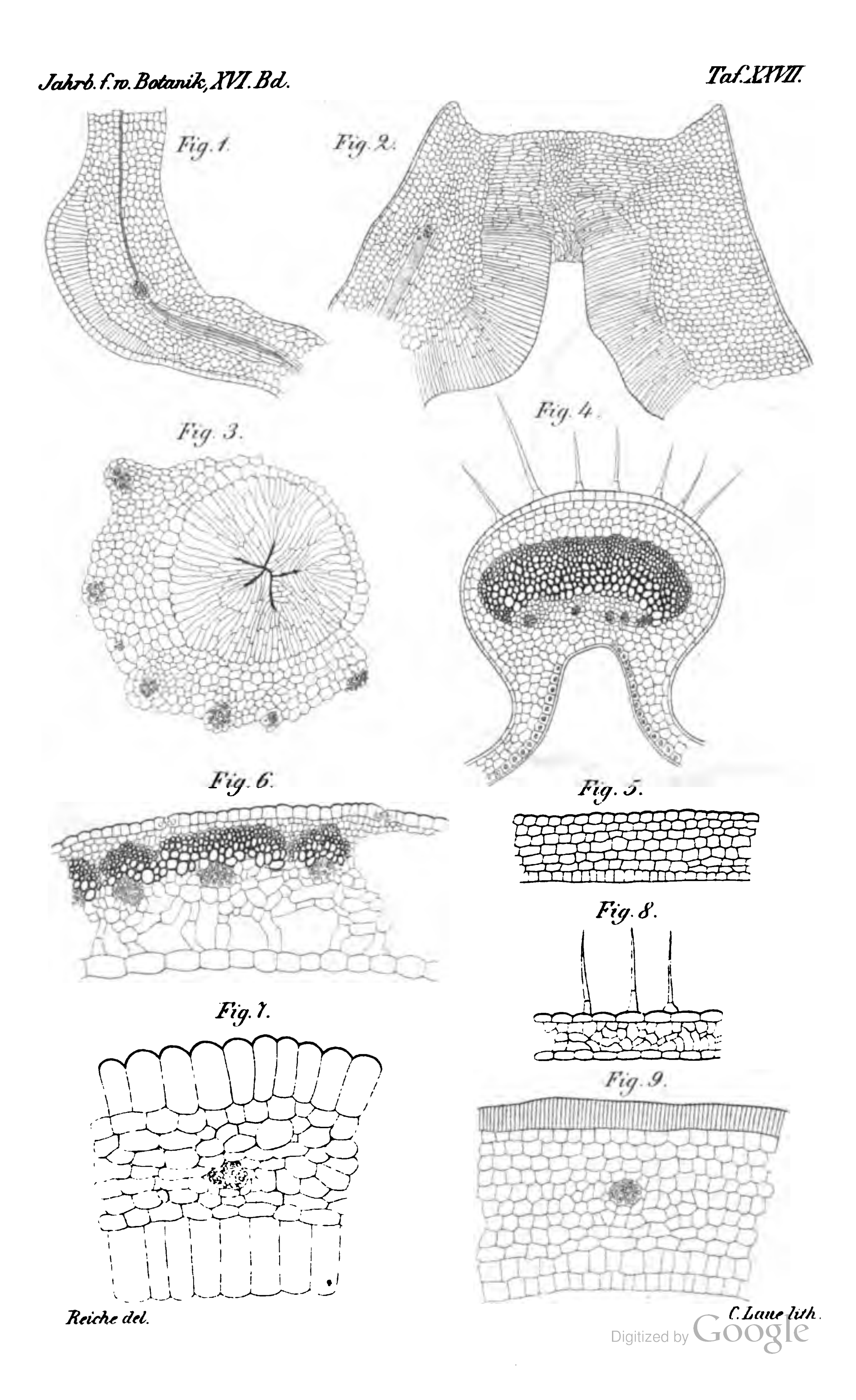


de Vries del. C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, XVI. Bd.
Taf. XXV.
M. Abraham del.
C. Laue lith.



M. Abraham del. C. Laue lith.



Reiche del.

C. Laue lith.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 20.

Fig. 14.

Fig. 18.

C K D.h

Fig. 19.

C D.h

Fig. 15.

C K W D

Fig. 16.

C W D

Fig. 17.

W D C

Fig. 13.

Reiche del.

C. Laue lith.

Bornh[illegible]

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechszehnter Band. Viertes Heft.

Mit 8 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1885.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Inhalt des vorliegenden 4. Heftes, Band XVI.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 u. 3. Band XVI.

Meinen Correspondenten und den Einsendern von Manuscripten für die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik zur gefälligen Kenntnissnahme, dass ich meine Wohnung in Berlin verändert habe und dass meine gegenwärtige Adresse ist:

Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.

Im Oktober 1885.

Pringsheim.